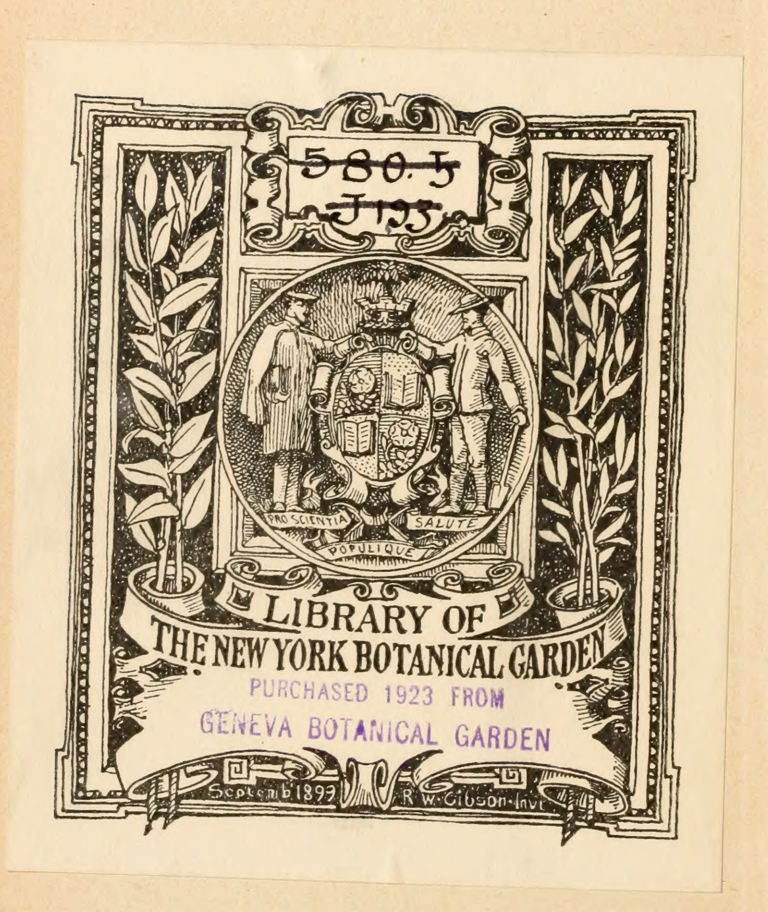



580.5
J 193
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
Septemb 1899
R. W. Gibson Inv

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Neunundvierzigster Band

Mit 6 Tafeln und 40 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1911

Druck von E. Buchbinder, Neuruppin.

Inhalt.

Seite

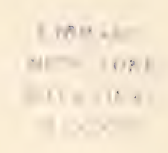
Heft 3; ausgegeben im Mai 1911.

Seite

Heft 4; ausgegeben im Juli 1911.

Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.



Untersuchungen
über
die Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden.

Von

K. Shibata.

Mit 3 Textfiguren.

Teil 1.

Kapitel I. Einleitung und Methodisches.

Meine frühere Arbeit über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden[1]), die ich im Anschluß an die klassischen Untersuchungen Pfeffers[2]) über die Farn-Samenfäden ausführte, hat schon einige neue Gesichtspunkte bezüglich jener merkwürdigen chemischen Reizerscheinung eröffnet und den Wunsch gerechtfertigt, die betreffende Erforschung auf die übrigen Pteridophyten-Spermatozoiden auszudehnen. Die Samenfäden von *Salvinia* und *Equisetum* wurden sodann in den Kreis der Untersuchung gezogen und einige der damals gewonnenen, wichtigeren Ergebnisse habe ich bereits in einer Reihe von vorläufigen Mitteilungen[3]) publiziert. Meine erste Absicht war, womöglich alle wichtigeren Repräsentanten der Gefäß-Kryptogamen-Klassen nach den chemotaktischen Eigenschaften ihrer Samenfäden zu durchforschen. Aber es hat sich bald herausgestellt,

---

1) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 561.

2) W. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. I, 1884, S. 363.

3) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Salvinia*-Spermatozoiden. V. M. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 39. — K. Shibata, Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von *Equisetum*. V. M. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 79. — K. Shibata, Weitere Mitteilung über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 126.

daß die chemische Reizbarkeit der Samenfäden viel kompliziertere Verhältnisse darbietet, als man bisher allgemein glaubte, was noch durch intensivere Beschäftigung mit den weniger zahlreichen Leitobjekten im näheren aufzuklären ist. Die Lösung dieser Aufgabe habe ich also jahrelang, freilich mit einigen Unterbrechungen, angestrebt und die Früchte dieser Untersuchungen sollen in der vorliegenden Arbeit zusammengetragen werden. Die experimentellen Materialien sind indes so stark angehäuft[1]), daß ich in der nachfolgenden Darstellung vielfach etwas summarisch verfahren mußte.

Seit dem Erscheinen meiner *Isoetes*-Arbeit, in welcher frühere Literatur zusammengestellt ist, wurden zwei Arbeiten veröffentlicht, die sich unmittelbar an unser Thema anschließen; nämlich, die vorläufige Mitteilung Lidforss'[2]) über die Chemotaxis der *Equisetum*-Samenfäden und die Arbeit von Bruchmann[3]) über die *Lycopodium*-Spermatozoiden. Die erstere erschien fast gleichzeitig mit meinem vorläufigen Bericht, der sich auf das gleiche Objekt bezieht. Bruchmann hatte das Glück, über die schwer zugänglichen *Lycopodium*-Prothallien zu verfügen, und konstatierte in willkommener Weise, daß das spezifische Chemotaktikum für die *Lycopodium*-Samenfäden Zitronensäure ist. Unter den neueren die Chemotaxis der freibeweglichen Mikroorganismen behandelnden Arbeiten sind hier nur zu erwähnen die Kniepschen[4]) Untersuchungen über die Bakterien, welche in der Fragestellung mancherlei Berührungspunkte mit den meinigen aufweisen.

Die Versuchsmethodik für die *Isoetes*-Spermatozoiden habe ich schon früher des näheren beschrieben[5]). Die Lebenszähigkeit der gekeimten Mikrosporen resp. -Prothallien von *Isoetes* ist überraschend groß; die im späten Herbst gesammelten, reifen Mikrosporen mit Leitungswasser in einer Petri-Schale ausgesät und ruhig in eine reine Atmosphäre gestellt, lassen die Spermatozoiden nach anderthalb Jahren noch reichlich ausschwärmen. K. Fujii[6]) hat inzwischen die interessante Entdeckung gemacht, daß die Mikro-

---

1) Die Protokoll-Nummern der Versuche betrugen etwa 5000.

2) B. Lidforss, Über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 314.

3) H. Bruchmann, Von der Chemotaxis der *Lycopodium*-Spermatozoiden. Flora, Bd. 99, 1909, S. 193.

4) H. Kniep, Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 215.

5) K. Shibata, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 563.

6) K. Fujii, Bot. Mag. Tokyo, Vol. XXIV, 1910, Nr. 278, S. 75.

prothallien von *Isoetes* unter Reizwirkung gewisser Bestandteile des Leuchtgases unfehlbar ihre Spermatozoiden entlassen. Die Nutzanwendung dieser merkwürdigen Tatsache hat die Versuche mit den *Isoetes*-Samenfäden wesentlich erleichtert. Man nimmt eine kleine Menge von den vorher gut ausgewaschenen *Isoetes*-Mikroprothallien[1]) in einem Tropfen destillierten Wassers auf dem Objektträger, der einige Sekunden auf die Mündung eines Kölbchens, das das mit Leuchtgas gesättigte Wasser enthält, gehalten wird. Hierauf sieht man nach kurzer Zeit die von Mikrosporen entlassenen Spermatozoiden sehr reichlich im Außenmedium umherschwärmen. Das Präparat wird mit der Kapillare beschickt, mit dem Deckglas bedeckt und ist dann zur Beobachtung fertig. Diese kurze Behandlung mit den flüchtigen Gasbestandteilen beeinflußt in keiner Weise die chemotaktische Sensibilität der Samenfäden, was aus der Schwellenbestimmung usw. deutlich hervorgeht.

Die im Herbst gesammelten, reifen Sporokarpien von *Salvinia natans* Hoffm., die im Wasser im kalten Raum aufbewahrt wurden, liefern während mehrerer Monate (November—Mai) reichliches Spermatozoiden-Material. Die Beschaffung des letzteren geschieht immer in sehr einfacher Weise. Man nimmt zu diesem Zweck eine Anzahl der männlichen Sporokarpien bezw. Sori in eine mit destilliertem Wasser beschickte Glasdose, die in den Thermostaten bei ca. 25°—30° C gestellt wird. Schon nach wenigen Tagen treten die Prothalliumschläuche durch die Wandung der Mikrosporangien hervor. Diese Inkubationszeit beträgt im Spät-Herbst, also bald nach dem Reifen der Sporokarpien, etwa 6 Tage, und verkürzt sich immer mehr gegen die Frühjahrsmonate. Eine kleine Menge dieser keimenden Mikrosporangien, auf den Objektträger gebracht, gut ausgewaschen[2]) und mit einem Tropfen destillierten Wassers versetzt, läßt unter leisem Druck des Deckglases reichliche Spermatozoiden heraustreten. Der spiralig gewundene Körper dieser Samenfäden trägt am Vorderende zahlreiche Zilien und ist am hinteren Teile in einem zarten plasmatischen Bläschen eingeschlossen, welches mehrere winzige Stärkekörnchen enthält. Die Schwärmperiode der Samenfäden ist ziemlich lang und dauert in max. etwa 2½ Stunden. Die von Bläschen entblößten Samenfäden sind wesentlich kurzlebiger,

---

1) Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden, außer *Isoetes japonica*, vielfach auch *I. echinospora* angewandt.

2) Durch wiederholtes Zusetzen und Absaugen des reinen Wassers.

aber sie erfahren dabei keine Veränderung der chemotaktischen Reizbarkeit.

Die frisch geernteten Sporen von *Equisetum arvense* L. wurden Ende März auf mit Leitungswasser durchtränkten Stückchen eines alten japanischen Dachziegels ausgesät, der sich in einer mit Deckel versehenen Kristallisierschale befand. Die Kulturen wurden ans Nordfenster des Laboratoriums gestellt. Die Substrate und die Gefäße wurden vorher im Dampftopf sterilisiert, um die störende Algen- und Pilzvegetation hintanzuhalten. Trotz aller Kautelen fallen jedoch die wachsenden Prothallien zuweilen der sich rasch verbreitenden Infektion der parasitären Pilze anheim. Deshalb ist es geboten, eine ganze Reihe der Kulturen gleichzeitig anzustellen. Die Dichtsaat der Sporen ist zumeist vorteilhaft, da sie kleine Prothallien hervorbringt, welche verhältnismäßig frühzeitig Antheridien tragen. Die ersten Spermatozoiden kommen dabei gewöhnlich nach $1^1/_2$—2 Monaten zum Vorschein. In den sauber gehaltenen Kulturen zeigen die Prothallien öfters eine sehr lange Lebensdauer, die sich sogar über ein Jahr hinaus erstrecken kann. Bei der Ausführung der Versuche werden die Prothallien mittels feinen Pinsels oder kleiner Glasnadel vorsichtig von dem Substrat abgehoben, auf den Objektträger gebracht und durch Beträufeln mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Bald nach sanftem Auflegen des Deckglases sieht man die Spermatozoiden aus reifen Antheridien hervortreten und im umgebenden Wasser flink umherschwärmen. Es muß hierbei darauf geachtet werden, daß die Prothallien bei dieser Manipulation keine Verletzung erleiden. Sonst sammeln sich die Samenfäden sehr leicht an verwundeten Stellen der Prothalliumzellen, welche anscheinend gewisse chemotaktisch wirksame Stoffe enthalten, und dadurch wird ihre chemotaktische Reaktion gegen die zugeschobene Kapillare öfters völlig aufgehoben.

Die Prothallien der Farne[1]) wurden auch durch die Aussaat der reifen Sporen gewonnen.

Bei den vorliegenden Untersuchungen kam überall die bekannte Pfeffersche Kapillarmethode zur Anwendung. Die Experimente mit den *Isoetes*-Samenfäden wurden gewöhnlich mit den Kapillaren von 50—100 μ Kaliber ausgeführt. Für die übrigen Samenfädenarten sind die etwas breiteren als die vorigen von Vorteil. Die Lösungen wurden in die an einem Ende zugeschmolzenen Kapillaren

1) *Gymnogramme sulfurea* Desv. und *Osmunda javanica* Bl.

wie gewöhnlich unter der Luftpumpe injiziert. Die benutzten reinen Chemikalien stammten zumeist aus den Firmen E. Merck und A. F. G. Kahlbaum und wurden zum Teil für meinen Zweck neu dargestellt. Die Herstellung der Lösungen geschah womöglich stets nach dem molaren System. Die sämtlichen Versuche wurden bei Zimmertemperatur angestellt.

Die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Experimente wurden teils in Tokyo, teils in Sapporo ausgeführt. Dem Vorstand des Tokyoer botanischen Instituts, den Herren Professoren J. Matsumura und M. Miyoshi bin ich für ihre wohlwollende Unterstützung tiefgefühlten Dank schuldig. Ferner den Herren Professoren K. Fujii und R. Majima, sowie meinem Bruder Priv.-Doz. Dr. Y. Shibata, die alle meine Arbeit durch Rat und Tat beförderten, spreche ich hier meinen verbindlichsten Dank aus.

Im vorliegenden 1. Teil will ich mich ausschließlich mit der positiven Chemotaxis der untersuchten Spermatozoiden beschäftigen, während im demnächst folgenden 2. Teil die Repulsionserscheinungen, Art und Weise der chemotaktischen Reaktionen, die Beeinflussung der chemotaktischen Sensibilität durch die indifferenten (d. h. chemotaktisch unwirksamen) Stoffe usw. näher behandelt werden. Einige allgemeine Betrachtungen sollen auch dort Platz finden.

Kapitel 2. Die Reizwirkung der organischen Säuren.

Die Spermatozoiden von den bisher untersuchten Pteridophyten, mit Ausnahme von *Marsilia*[1]) und *Lycopodium*[2]), reagieren topochemotaktisch auf Äpfelsäure und deren Salze, oder genauer ausgedrückt, auf das Malat-Jon. Die hervorragenden Reizeffekte des letzteren hat man schon bei den Farnen[3]), *Selaginella*[4]) und *Isoetes*[5]) sehr eingehend geschildert, und man kann sich hier für die übrigen Fälle bloß mit kurzem Hinweise auf die Reizschwelle usw. begnügen.

---

1) W. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. I, 1884, S. 423.

2) H. Bruchmann, Von der Chemotaxis der *Lycopodium*-Spermatozoiden. Flora, Bd. 99, 1909, S. 193.

3) W. Pfeffer, a. a. O., S. 373.

4) W. Pfeffer, a. a. O., S. 422.

5) K. Shibata, Studien über Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 566.

Die Spermatozoiden von *Salvinia*[1]) werden in typisch topotaktischer Weise von den Kapillaren angelockt, welche mit den K-, Na-, NH_4- und Ca-Malat sowie der freien Apfelsäure beschickt sind. Die in eine $^1/_{100}$ Mol-Lösung von äpfelsaurem Natron enthaltende Kapillare reichlich einschwärmenden Samenfäden haben in gewissen Fällen sogar $2^1/_2$ Stunden lang ihre rege Bewegungstätigkeit beibehalten. Freilich bei höheren Konzentrationen der Malate und der freien Äpfelsäure gesellt sich die Repulsivwirkung zu den anziehenden Kräften und es kommen an der Kapillarmündung mannigfaltige Spiele der tummelnden Samenfäden zustande. Das im einzelnen auszumalen, ist hier nicht angebracht. Eine schwache, eben merkliche Reaktion tritt überall bei einer $^1/_{15000}$ Mol-Konzentration des Malat-Jons ein, welche wohl als Schwellenwert gilt.

Wie Lidforss[2]) und ich[3]) fast gleichzeitig fanden, reagieren auch die Spermatozoiden von *Equisetum* ganz prompt auf das Malat-Ion und bei einer $^1/_{10000}$ Mol-Lösung des letzteren wird die Reizschwelle erzielt.

Hieraus ersieht man, daß die Sensibilität bei allen erwähnten Pteridophyten-Spermatozoiden für das Malat-Ion in beinahe gleichem Maße ausgebildet ist[4]).

Es ist bereits bekannt, daß die Pteridophyten-Spermatozoiden auch von einzelnen anderen organischen Säuren (Anionen), welche in ihrem molekularen Aufbau der Äpfelsäure nahe stehen, topochemotaktisch gereizt werden. Es wurde dabei gefunden, daß die Spermatozoiden von *Salvinia*[5]) sowie von Farnen[6]) durch Maleinsäure angelockt werden, während die *Isoetes*-Spermatozoiden[7]) nur auf Fumarsäure und ferner auf die ähnlich konfigurierten Dikarbonsäuren, i. e. Bernsteinsäure und d-Weinsäure, reagieren. Diese Beobachtungen führten mich seinerzeit zur Aufstellung des Begriffs

---

1) K. Shibata, Studien über Chemotaxis der *Salvinia*-Spermatozoiden. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 39.

2) B. Lidforss, Über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 314.

3) K. Shibata, Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von *Equisetum*. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 79.

4) Bei den Farn- und *Selaginella*-Spermatozoiden wird bekanntlich die Reizschwelle durch 0,001 % Äpfelsäure erzielt.

5) K. Shibata, Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 40.

6) W. Pfeffer, Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. I, 1884, S. 382.

7) K. Shibata, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 570.

von der „Maleinophilie“ und „Fumarophilie“ der Samenfäden. Beim Zustandekommen der chemotaktischen Reizwirkung muß also die sterische Konfiguration der betreffenden organischen Säure-Moleküle in erster Linie maßgebend sein[1]). Die weitere Verfolgung dieses Problems hat nun die volle Bestätigung des obigen Satzes erbracht, worüber ich nachstehend in aller Kürze berichten will.

Ich habe in diesen Jahren mit mehreren, vom besagten Gesichtspunkte aus wichtig erscheinenden, organischen Säuren experimentiert und die Ergebnisse unter möglichst variierten Versuchsbedingungen kontrolliert. Die Säuren wurden als neutrale Salze und z. T. auch frei angewandt. Die ersteren wurden durch die Kombination mit den Kationen hergestellt, welche auf die betreffenden Samenfäden keinen chemotaktischen Reiz ausüben; also kamen für *Isoetes* und *Salvinia* vornehmlich Na-, K-, NH_4-, für Farne Na-, NH_4- und für *Equisetum* nur NH_4-Salze in Betracht.

Vorausgeschickt sei es hier, daß die Anionen aller untersuchten monobasischen Säuren, welche Ameisen-, Essig-, Butter-, Milch-, Benzoe-, Salizyl- und Chinasäure umfassen, als $^1/_{10}$—$^1/_{1000}$ Mol-Lösung appliziert, in keinem Falle die chemotaktische Anlockung der Samenfäden bewirkten.

Die Ergebnisse der Versuche mit den Di- und Trikarbonsäuren werden in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Die Grade der Reaktion a_3—0 werden bloß nach Maßgabe der topotaktischen Anlockung beurteilt; die unter verschiedenen Umständen eintretenden Repulsivwirkungen, welche zweckmäßig in anderem Zusammenhang behandelt werden sollen, bleiben hier einstweilen unberücksichtigt.

Anion von	Konzentration in Mol [2])	*Equisetum*	*Isoetes*	*Salvinia*	*Osmunda*	*Gymnogramme*
Oxalsäure COOH | COOH	$^1/_{10}$ $^1/_{100}$ $^1/_{1000}$	0	0	0	0	× [3])
Malonsäure $CH_2\langle^{COOH}_{COOH}$	$^1/_{10}$ $^1/_{100}$ $^1/_{1000}$	0	0	0	0	×

1) K. Shibata, a. a. O., S. 603. S. auch Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 40.

2) Sämtliche untersuchten Konzentrationen sind hier nicht angegeben, sondern nur diejenigen, welche zur Kennzeichnung der Reaktionsgrade unerläßlich sind.

3) Das Zeichen × bedeutet, daß kein einschlägiges Experiment vorliegt.

Anion von	Konzentration in Mol	*Equisetum*	*Isoetes*	*Salvinia*	*Osmunda*	*Gymnogramme*
Bernsteinsäure						
$CH_2 \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	×
|	$^1/_{100}$		a_2			
$CH_2 \cdot COOH$	$^1/_{200}$		a_1			
	$^1/_{1000}$		0			
Äpfelsäure						
$CH(OH) \cdot COOH$	$^1/_{10}$	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
|	$^1/_{100}$	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
$CH_2 \cdot COOH$	$^1/_{1000}$	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
	$^1/_{10000}$	a_1	a_3—a_2	a_2	a_2	a_2
	$^1/_{15000}$	?	a_2	a_1	a_1	a_1
	$^1/_{20000}$	0	a_1	0	0	0
d-Weinsäure						
$CH(OH) \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	×
|	$^1/_{100}$		a_2—a_1			
$CH(OH) \cdot COOH$	$^1/_{1000}$		0			
Traubensäure						
$CH(OH) \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	×
|	$^1/_{20}$		a_3			
$CH(OH) \cdot COOH$	$^1/_{50}$		a_2			
	$^1/_{100}$		a_1			
	$^1/_{1000}$		0			
Mesoweinsäure						
$CH(OH) \cdot COOH$	$^1/_{10}$	a_3	a_3	a_3	a_3	a_3
|	$^1/_{100}$	a_3	a_2—a_1	a_3	a_3	a_2
$CH(OH) \cdot COOH$	$^1/_{500}$	a_3	0	a_2	a_2	a_1
	$^1/_{1000}$	a_3		a_2	a_1	0
	$^1/_{2000}$	a_3		a_1	0	
	$^1/_{5000}$	a_2		0		
	$^1/_{10000}$	a_1				
	$^1/_{20000}$	0				
Monobrombernsteinsäure						
$CH \cdot Br \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	a_3	a_3	a_3
|	$^1/_{50}$		a_3	a_2	a_2	a_2
$CH_2 \cdot COOH$	$^1/_{100}$		a_3	a_2—a_1	a_1	a_1
	$^1/_{500}$		a_2	0	0	0
	$^1/_{1000}$		a_1			
	$^1/_{2000}$		0			
Dibrombernsteinsäure						
$CH \cdot Br \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	×
|	$^1/_{50}$		a_3			
$CH \cdot Br \cdot COOH$	$^1/_{100}$		a_2			
	$^1/_{200}$		a_1			
	$^1/_{1000}$		0			
Isodibrombernsteinsäure						
$CH \cdot Br \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	0
|	$^1/_{100}$		a_3			
$CH \cdot Br \cdot COOH$	$^1/_{200}$		a_2			
	$^1/_{500}$		a_1			
	$^1/_{1000}$		0			

Anion von	Konzentration in Mol	*Equisetum*	*Isoetes*	*Salvinia*	*Osmunda*	*Gymnogramme*
Fumarsäure $H \cdot C \cdot COOH$ ‖ $COOH \cdot C \cdot H$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	0
	$^1/_{100}$		a_2			
	$^1/_{200}$		a_1			
	$^1/_{1000}$		0			
Maleinsäure $H \cdot C \cdot COOH$ ‖ $H \cdot C \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	0	a_3	a_3	a_3
	$^1/_{100}$			a_3	a_3	a_2
	$^1/_{500}$			a_3	a_2	a_1
	$^1/_{1000}$			a_3	a_1	0
	$^1/_{10000}$			a_2	0	
	$^1/_{15000}$			a_1		
	$^1/_{20000}$			?		
Mesakonsäure $CH_3 \cdot C \cdot COOH$ ‖ $COOH \cdot C \cdot H$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	0
	$^1/_{50}$		a_2			
	$^1/_{100}$		a_2—a_1			
	$^1/_{200}$		a_1—?			
	$^1/_{1000}$		0			
Zitrakonsäure $CH_3 \cdot C \cdot COOH$ ‖ $H \cdot C \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	0	a_3	a_3	×
	$^1/_{50}$			a_3	a_2	
	$^1/_{100}$			a_2	a_1	
	$^1/_{200}$			a_2—a_1	0	
	$^1/_{500}$			a_1—?		
	$^1/_{1000}$			0		
Itakonsäure CH_2 ‖ $C \cdot COOH$ | $CH_2 \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	×
	$^1/_{50}$		a_2			
	$^1/_{100}$		a_2—a_1			
	$^1/_{200}$		?			
	$^1/_{1000}$		0			
Korksäure $CH_2 \cdot COOH$ | $(CH_2)_4$ | $CH_2 \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	×
	$^1/_{50}$		a_2			
	$^1/_{100}$		a_1			
	$^1/_{200}$		?			
	$^1/_{1000}$		0			
Sebazinsäure $CH_2 \cdot COOH$ | $(CH_2)_6$ | $CH_2 \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	a_3	0	0	×
	$^1/_{50}$		a_3			
	$^1/_{100}$		a_2			
	$^1/_{200}$		a_1			
	$^1/_{1000}$		0			
Zuckersäure $CH \cdot OH \cdot COOH$ | $(CH \cdot OH)_2$ | $CH \cdot OH \cdot COOH$	$^1/_{10}$	0	0	0	0	×
	$^1/_{100}$					
	$^1/_{1000}$					

Anion von	Konzentration in Mol	*Equisetum*	*Isoetes*	*Salvinia*	*Osmunda*	*Gymnogramme*
Schleimsäure						
CH · OH · COOH	$^1/_{10}$	0	0	0	×	×
(CH · OH)$_2$	$^1/_{100}$					
CH · OH · COOH	$^1/_{1000}$					
Glutarsäure						
CH$_2$ · COOH	$^1/_{10}$	0	a$_3$	0	×	×
	$^1/_{50}$		a$_3$			
CH$_2$	$^1/_{100}$		a$_2$			
	$^1/_{200}$		a$_1$			
CH$_2$ · COOH	$^1/_{1000}$		0			
Asparaginsäure						
CH · NH$_2$ · COOH	$^1/_{10}$	0	0	0	0	×
	$^1/_{100}$					
CH$_2$ · COOH	$^1/_{1000}$					
Glutaminsäure						
CH · NH$_2$ · COOH	$^1/_{10}$	0	0	0	0	×
CH$_2$	$^1/_{100}$					
CH$_2$ · COOH	$^1/_{1000}$					
d-Kampfersäure						
CH$_2$ — CH · COOH	$^1/_{10}$	0	0	0	0	×
CH$_3$ · C · CH$_3$	$^1/_{100}$					
CH$_2$ — C · CH$_3$ · COOH	$^1/_{1000}$					
Isokampfersäure						
CH$_2$ — CH · COOH	$^1/_{10}$	0	a$_3$	0	×	×
	$^1/_{50}$		a$_2$			
CH$_3$ · C · CH$_3$	$^1/_{100}$		a$_2$ — a$_1$			
	$^1/_{200}$		a$_1$ — ?			
CH$_2$ — C · CH$_3$ · COOH	$^1/_{500}$		0			
Phtalsäure						
COOH	$^1/_{10}$	×	0	0	×	×
	$^1/_{100}$					
COOH	$^1/_{1000}$					
Terephtalsäure						
COOH	$^1/_{10}$	×	0	0	×	×
	$^1/_{100}$					
COOH	$^1/_{1000}$					
α-Truxillsäure						
C$_6$H$_5$ · CH —— CH · COOH	$^1/_{10}$	×	0	0	0	×
	$^1/_{100}$					
COOH · CH —— CH · C$_6$H$_5$	$^1/_{1000}$					

Anion von	Konzentration in Mol	*Equisetum*	*Isoetes*	*Salvinia*	*Osmunda*	*Gymnogramme*
Äthenyltrikarbonsäure CH ⟨ COOH, COOH $CH_2 \cdot COOH$	1/10 1/50 1/100 1/200	×	a_3 a_2 a_1 0	0	×	×
Zitronensäure $CH_2 \cdot COOH$ | $C(OH) \cdot COOH$ | $CH_2 \cdot COOH$	1/10 1/100 1/1000	0	0	0	×	×
Akonitsäure $CH_2 \cdot COOH$ | $C \cdot COOH$ ‖ $CH \cdot COOH$	1/10 1/100 1/1000	0	0	0	×	×
Agarizinsäure $C_{16}H_{33}$ | $CH \cdot COOH$ | $C(OH) \cdot COOH$ (?) | $CH_2 \cdot COOH$	1/10 1/100 1/200 1/500 1/1000	0	a_3 a_3 a_2 a_1 ?—0	0	×	×

Ein Überblick obiger Tabelle erschließt in erster Linie die hochwichtige Tatsache, daß die Pteridophyten-Spermatozoiden aus differenten Verwandtschaftskreisen eine durchgehende Verschiedenheit bezüglich der chemotaktischen Reizbarkeit aufweisen. Man nimmt zunächst bei *Equisetum* wahr, daß seine Spermatozoiden nur von Äpfelsäure und Mesoweinsäure, und zwar in fast gleichem Grade, topotaktisch angelockt werden. Die Samenfäden von *Isoetes* einerseits, und die von *Salvinia* und Farnen andererseits, zeigen den schon erwähnten, merkwürdigen Gegensatz in ihrem Verhalten gegen die beiden geometrischen Isomere, Fumarsäure und Maleinsäure, i. e. die ersteren sind „fumarophil" und die letzteren „maleinophil" [1]).

1) In meiner vorläufigen Mitteilung (Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 40) sind die interessanten Versuche beschrieben, wobei dem Gemenge der Samenfäden von *Isoetes* und *Salvinia* gleichzeitig zwei Glaskapillaren, je mit $^1/_{50}$—$^1/_{100}$ Mol fumarsaurer resp. maleinsaurer Natriumlösung beschickt, zugeschoben wurden. „Es ist nun sehr fesselnd zu beobachten, daß hierauf das bunte Durcheinanderschießen beider Samenfädenarten sich löst, und die Spermatozoiden von *Salvinia* unfehlbar in die maleinsäurehaltige Kapillare hineineilen, während sich fast alle *Isoetes*-Samenfäden in der fumarsäurehaltigen ansammeln".

Das Verhalten der Samenfäden gegen Mesakonsäure (Methylfumarsäure) und Zitrakonsäure (Methylmaleinsäure) entspricht, wie man sieht, genau diesem Schema. Es sei nur beiläufig bemerkt, daß bei *Salvinia* die Reizwirkung der Maleinsäure jener der Apfelsäure fast ebenbürtig ist, aber der Reizwert der Zitrakonsäure, die durch die Substitution eines H-Atoms in der Maleinsäure durch die CH_3-Gruppe entsteht, schon nur etwa $^1/_{30}$ des letzteren, nach ihrem Schwellenwerte bemessen, beträgt.

Es liegt auf der Hand, anzunehmen, daß das ausschlaggebende Moment in jenem Gegensatz der Reizwirkung bei den genannten Stereoisomeren nichts anderes ist, als die räumliche Anordnung der Radikale, insbesondere der Karboxyl-Gruppen. Die voneinander entfernte Lage oder sogenannte Trans-Stellung der beiden Karboxylgruppen in Fumarsäure bedingt also ihre Wirksamkeit gegen die *Isoetes*-Samenfäden, während Maleinsäure mit den Karboxylgruppen in der Nachbar- oder Cis-Stellung die filicoiden Spermatozoiden topotaktisch reizen kann. Auch die Wirkungsweise der Kampfersäuren[1]) auf die *Isoetes*-Samenfäden findet eine treffende Erklärung in ihrer Cis-Trans-Isomerie.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, erscheint es wohl verständlich, daß die *Isoetes*-Samenfäden von mehreren Dikarbonsäuren angelockt werden, welchen wahrscheinlich die fumaroide Konfiguration, d. h. die Trans-Stellung der Karboxylgruppen, zukommt. Was zunächst die Bernsteinsäure anlangt, so nimmt man nach Bethmann[2]) allgemein an, daß ihm die Raumformel mit Trans-Stellung der Karboxylgruppen zuzuschreiben ist. Mit Hilfe der bekannten Van t'Hoffschen Tetraedermodelle ist man hinlänglich zur Vorstellung gelangt, daß die freie Rotation um die die beiden Kohlenstoffatome verbindende Achse das ganze System in die einzige stabile Gleichgewichtslage bringt, oder höchstens oszillatorische Bewegungen um dieselbe zuläßt[3]). Diese einzige fixierte Lagerung ist bei Bernsteinsäure, nach der Beweisführung Bethmanns, die Trans-Form (Fig. 1). Man kann mit gutem Grund annehmen, daß dies auch der Fall ist bei d-Weinsäure, Trauben-

1) d-Kampfersäure besitzt die Karboxyle in der Cis- und Isokampfersäure in der Trans-Stellung. Vgl. hierzu z. B. A. Stewart, Stereochemistry. London 1907, S. 145.

2) H. G. Bethmann, Über die Affinitätsgrößen einiger organischer Säuren und ihre Beziehungen zur Konstitution derselben. Zeitschr. f. physik. Chemie, 1890, S. 408.

3) J. Wislicenus, Über die räumliche Anordnung der Atome in organischen Molekülen. Abhandl. d. Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. XIV, 1887, S. 15.

säure[1]), Dibrombernsteinsäure, Isodibrombernsteinsäure[2]), Itakonsäure[3]), Korksäure[3]), Sebazinsäure[3]) und Glutarsäure[3]), welche alle in der Tat auf die *Isoetes*-Samenfäden eine anlockende Wirkung ausüben. Die Länge der Kohlenstoffkette, wie man sieht, bleibt hier ohne wesentlichen Einfluß. Die Wirkungslosigkeit der übrigen, wahrscheinlich auch fumaroiden Dikarbonsäuren dürfte man vielleicht auf die größere Abweichung in struktureller Hinsicht zurückführen; so bei Zuckersäure und Schleimsäure auf die starke Anhäufung der OH-Gruppen, bei Asparaginsäure und Glutaminsäure auf die Anwesenheit der NH_2-Gruppe und die dadurch bedingte Eigenschaft als monobasische Säure, und ferner bei Terephthalsäure und α-Truxillsäure auf ihren Besitz des Benzolkerns. Aus ähnlichem Grunde wirken auch einige maleinoide, d. h. die Karboxylgruppen in

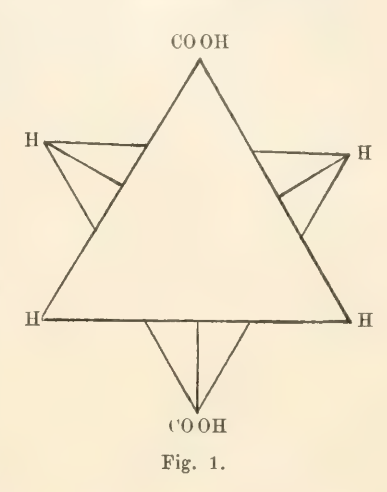


Fig. 1.

1) Die die optische Isomerie bedingende Raumanordnung der Atome hat hierbei keine Bedeutung für die chemotaktische Wirkung, weil Traubensäure denselben Schwellenwert wie die d-Weinsäure aufweist.

2) Daß Isodibrombernsteinsäure, wenigstens in den wässerigen Lösungen, dieselbe Konfiguration bezüglich der Stellung der Karboxylgruppen wie Dibrombernsteinsäure zeigt, geht auch aus der Beobachtung P. Waldens hervor, daß die Bestimmung des Leitvermögens übereinstimmende Werte für beide Säuren ergibt. Vgl. hierzu P. Walden, Zeitschr. f. physik. Chemie, 1891, S. 471.

3) Die Trans-Stellung der Karboxyle in Molekülen von Itakonsäure, Korksäure, Sebazinsäure und Glutarsäure ergibt sich schon aus den kleinen Werten ihrer Affinitätskonstanten, wie es der Vergleich folgender Zahlen deutlich zeigt.

Die Trans-Säure	K	Die Cis-Säure	K
Bernsteinsäure . . .	0,00665	Maleinsäure	1,17
Fumarsäure	0,093	Zitrakonsäure	0,340
Mesakonsäure . . .	0,0794		
Itakonsäure	0,0120		
Korksäure	0,00311		
Sebazinsäure	0,00234		
Glutarsäure	0,00475		

Vgl. hierzu W. Ostwald, Über die Affinitätsgrößen organischer Säuren und ihre Beziehungen zur Zusammensetzung und Konstitution derselben. Zeitschr. f. phyhsik. Chemie, 1889, S. 174; H. G. Bethmann, a. a. O., S. 401, 409; P. Walden, a. a. O., S. 502.

Cis-Stellung aufweisende Dikarbonsäuren nicht chemotaktisch auf die filicoiden Samenfäden; so z. B. d-Kampfersäure und Phthalsäure.

Eine sehr wichtige Frage erhebt sich nun: Wie und warum vermögen Äpfelsäure, Monobrombernsteinsäure und Mesoweinsäure auf die beiden Samenfäden-Arten, fumarophile sowohl wie maleinophile, einen chemotaktischen Reiz auszuüben? Unsere heutigen chemischen Kenntnisse über die Konfiguration der genannten Dikarbonsäuren sind noch nicht imstande, hierüber befriedigenden Aufschluß zu geben. Man könnte aber vielleicht die Schwierigkeit durch die Annahme mildern, daß bei Äpfelsäure die freie Rotation um die gemeinsame Achse beider Tetraeder eine beschränkte ist, und durch

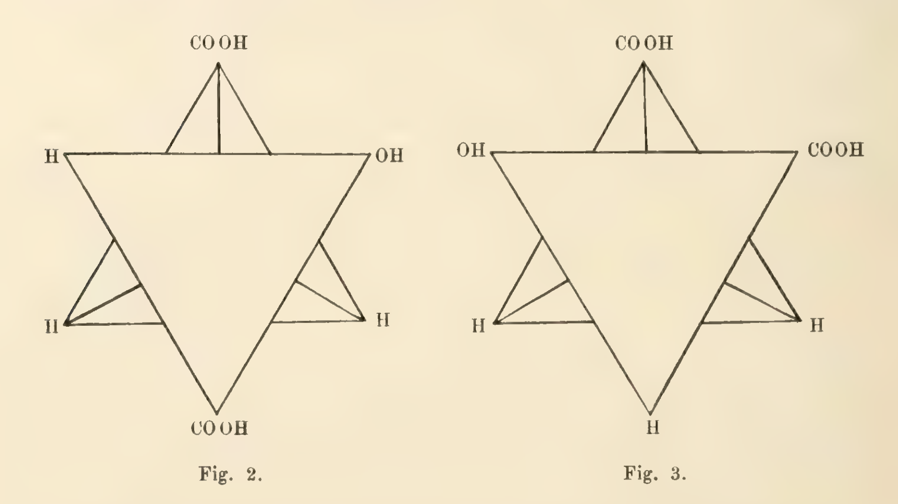


Fig. 2. Fig. 3.

gegenseitige Beeinflussung der Radikale zweierlei Stabillage möglich sind, deren eine der Trans-Stellung (Fig. 2) und deren andere der Cis-Stellung der beiden Karboxylgruppen entspricht[1]). Wenigstens hat schon Aberson[2]) für die Crassulaceen-Äpfelsäure die beistehende Konfigurationsformel (Fig. 3) vorgeschlagen. Das Ebengesagte gilt ohne weiteres auch für Monobrombernsteinsäure, wobei Br an Stelle der OH-Gruppe in obiger Raumformel auftritt. Auch bei Mesoweinsäure erscheint die Feststellung der zwei stabilen Lagen, Trans- und Cis-Form, nicht unannehmbar, besonders nnter Zuhilfenahme

1) Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß diese oder jene Stabillage erst beim Kontakt mit der reizbaren Plasmastruktur der Samenfäden eingenommen wird.

2) J. H. Aberson, Ber. d. d. chem. Gesellsch., 1898, S. 1432.

der Bischoffschen dynamischen Theorie[1]). Wir wollen jedoch die hier aufgerollte Frage nicht weiter diskutieren und die gewünschte Aufklärung lieber der berufeneren Seite überlassen.

Nach vorliegender Tatsache kann man ferner darüber keine Entscheidung treffen, ob die *Equisetum*-Spermatozoiden den maleinophilen oder den fumarophilen anzureihen sind.

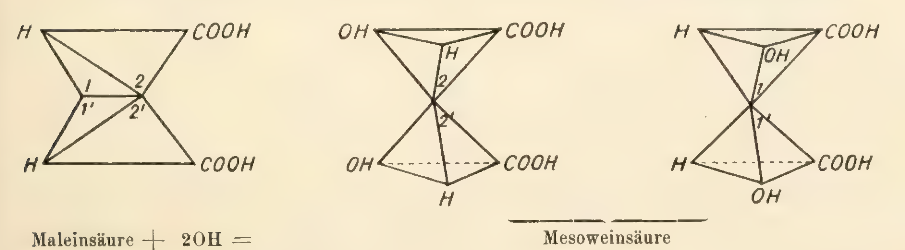
Von den Trikarbonsäuren sind Zitronensäure und Akonitsäure ohne jedwede Reizwirkung auf die untersuchten Spermatozoiden. Es ist indes sehr bemerkenswert, daß der Äthenyltrikarbonsäure, welche durch Substitution von einem H-Atom durch Karboxyl direkt von Bernsteinsäure ableitbar ist, noch eine chemotaktische Wirksamkeit auf die *Isoetes*-Samenfäden innewohnt.

Auf weitere biologische Schlußfolgerungen aus den in diesem Kapitel eruierten Verhältnissen werden wir noch später zurückkommen[2]).

Kapitel 3. Die Reizwirkung der Metallionen.

Buller[3]) fand, daß die Spermatozoiden einer Farnpflanze, *Gymnogramme Martensii*, positive Chemotaxis gegen verschiedene K- und Rb-Salze zeigen, und wußte als erster die Reizwirkung den

1) Die Oxydation der Maleinsäure zu Mesoweinsäure hat J. Wislicenus (Abh. d. Kgl. sächs. Gesells. d. Wiss. Bd. XIV, 1887, S. 35) im folgenden Bild dargestellt.



Maleinsäure + 2OH = Mesoweinsäure

Anderseits hat P. Walden bei seiner Untersuchung der Affinitätskonstanten organischer Säuren (Zeitschr. f. physikal. Chemie, 1891, S. 471) wahrscheinlich ein Präparat von Mesoweinsäure mit Trans-Stellung der Karboxyle in der Hand gehabt. Er hat für Traubensäure wie ihre Spaltungsprodukte K = 0,097, für Mesoweinsäure K = 0,060 gefunden und sagte: „Der für die Anti (Meso)-Weinsäure ermittelte geringe Wert (K = 0,060) steht daher in Widerspruch mit der Annahme der Karboxyle dieser Säure in benachbarter Stellung.“ (Vergl. hierzu ferner Ostwald, Zeitschr. f. physikal. Chemie, 1889, S. 372 und Berthelot, Ann. chim. phys. (8) 23, 1891, S. 90).

2) Vergl. hierzu auch meine früheren Aufsätze: Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905, S. 604; Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 40; ebenda S. 82.

3) R. Buller, Contributions to our Knowledge of the Physiology of the Spermatozoa of Ferns. Ann. of Bot., Vol. XIV, 1900, S. 543.

Metallionen K und Rb zuzuschreiben. Nachdem schon früher von Pfeffer[1]) die Anlockung einiger Spaltpilze und Flagellaten durch gewisse Metallsalze beschrieben worden war, konnte neulich Kniep[2]) für seinen *Bacillus z* und *Spirillum rubrum* die chemotaktische Wirkung des NH_4- resp. Ca-Jons nebst der einiger Anionen klarstellen. In einer allerneuesten Arbeit hat Åkerman[3]) nachgewiesen, daß die Spermatozoiden von *Marchantia*, die nach Lidforss auf Proteinstoffe proschemotaktisch reagieren, auch von K-, Rb- und Cs-Jonen angelockt werden.

In meiner vorläufigen Mitteilung[4]) wurde bereits angegeben, daß die *Salvinia*-Samenfäden von den Ca- und Sr-Jonen topotaktisch angelockt werden. Diesbezügliche Versuchsresultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Salz	Konzentration in Mol								
	1	$^1/_2$	$^2/_{10}$	$^1/_{10}$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$
$Ca(NO_3)_2$				$a_3 r_1$	a_3	a_2	a_2	a_1	0
$CaCl_2$	$a_3 r_3$	$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	$a_3 r_1$	a_3	a_2	a_3	a_1	0
$Sr(NO_3)_2$	$a_3 r_3$	$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	$a_3 r_1$	a_2	a_1	0	.	
$SrCl_2$				$a_3 r_1$	a_2	a_1	0		
$Ba(NO_3)_2$				?	0				
$BaCl_2$				?	0				

Daß diese Reaktion auf typischer Topotaxis beruht, geht aus dem Verhalten der nach der Kapillarmündung hinzusteuernden Samenfäden unzweideutig hervor. In höheren Konzentrationen macht sich die Repulsion bemerklich, die in obiger Tabelle mit den Buchstaben r_3—r_1 bezeichnet wird. Bei einer 1 Mol-Lösung von $Ca(NO_3)_2$ usw. bleibt also ein lebhaftes Getümmel der Samenfäden um die Kapillarmündung lange Zeit bestehen, während das Einschwärmen in einer $^1/_{10}$-Mol-Lösung schon nach einigem Hin- und Herschießen stattfindet. Bei $^1/_{50}$—$^1/_{200}$ Mol-$CaH_4(PO_4)_2$-Lö-

1) W. Pfeffer, Über die chemotaktischen Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, 1888, S. 606 ff.

2) H. Kniep, Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 229, 249.

3) Å. Åkerman, Über die Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden. Zeitschr. f. Bot., Bd. II, 1910, S. 94.

4) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Salvinia*-Spermatozoiden. V. M. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 41.

sungen ist die Repulsion so stark, daß die reichlich angelockten Samenfäden nicht tiefer in die Kapillare einzudringen vermögen. Die gesättigte Lösung von $CaSO_4$ (ca. $^1/_{50}$-Mol) bietet auch eine Attraktion nebst gewisser Repulsion. Immerhin stört die vorhandene Abstoßung in keiner Weise die Erkennung der positiven Reaktion.

Die Experimente mit den $^1/_{10}$—$^1/_{1000}$ Mol-Lösungen der nachfolgend angegebenen Metallsalze fielen durchaus negativ aus, so daß man in vollem Maße berechtigt ist, für die besagte Reizwirkung Ca- und Sr-Ionen allein verantwortlich zu machen.

KCl, KBr, KI, K_2SO_4, KNO_3, RbCl, Rb_2SO_4, CsCl, NaCl, NaF, $Na_2S_2O_3$, Na_2SO_4, Na_2HPO_4, $Na_2B_4O_7$, NaOH, $LiNO_3$, NH_4Cl, $(NH_4)_2SO_4$, $(NH_4)_2HPO_4$, NH_4OH, $MgSO_4$, $BeSO_4$, $ZnSO_4$, $CdSO_4$, $HgCl_2$, $CuSO_4$, $AgNO_3$, $AuCl_3$, $Al_2(SO_4)_3$, $Pb(C_2H_3O_2)_2$, $MnSO_4$, $FeSO_4$, $CoCl_2$, $NiSO_4$, $PtCl_4$.

Ca- und Sr-Ionen üben ferner eine eigentümliche Einwirkung auf den Spermatozoidenkörper aus; nachdem die Samenfäden mehr oder minder tief in die Kapillare, die $^1/_{200}$ Mol- oder noch konzentriertere Lösungen von Ca- und Sr-Salzen enthalten, gegangen sind, werden sie plötzlich an der inneren Wandung des Röhrchens verklebt und an weiterer Ortsbewegung verhindert[1]), aber die lebhaften Zilienschwingungen pflegen noch mehrere Minuten lang fortzudauern. Es handelt sich hierbei sehr wahrscheinlich um eine chemische Veränderung der äußeren Plasmahaut der Samenfädenkörper. Im allgemeinen wirken einfache Salzlösungen nachteilig auf das Leben der Spermatozoiden, wie es neulich von Osterhout u. a. für verschiedene pflanzliche Objekte nachgewiesen wurde. Ich habe schon früher beobachtet, daß die schädliche Wirkung der einwertigen Kationen auf die *Isoetes*-Samenfäden durch die zweiwertigen Metallionen in gewissem Grade antagonisiert wird[2]). Aber in vorliegendem Falle blieben die Versuche, die bewegungshemmende Wirkung der Ca- und Sr-Ionen durch Na-Zusatz aufzuheben, stets ohne Erfolg.

Während die Samenfäden von *Gymnogramme sulfurea* Desv. durch K- und Rb-Ionen, genau wie im Bullerschen Falle, an-

1) Eine ähnliche Erscheinung wurde von W. Rothert (Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, S. 374) bei den *Saprolegnia*-Schwärmern beobachtet, welche in der Fleischextraktlösung mehr oder weniger schnell zur Ruhe kommen. Er erblickt darin eine besondere Reizbarkeit, die als Chemokinesis benannt wird.

2) K. Shibata, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 599.

gelockt werden, reagieren die *Osmunda*-Spermatozoiden[1]), in Übereinstimmung mit *Salvinia*, ausschließlich auf Ca- und Sr-Ionen. Unter zahlreichen untersuchten Metallsalzen wurde die positive Reaktion nur bei Ca- und Sr-Salzen erzielt. Die Reizwirkung der Ba-Ionen bleibt auch hier zweifelhaft, wegen ausgesprochener Repulsion.

Salz	Konzentration in Mol				
	1/10	1/100	1/200	1/500	1/1000
$CaCl_2$	$a_3 r_1$	a_3	a_2	a_1	0
$SrCl_2$	$a_3 r_1$	a_2	a_1	0	
$Ba(NO_3)_2$	?	0			

Die Sistierung der Lokomotion in der konzentrierteren Kapillarflüssigkeit tritt auch in diesen Fällen sehr bald ein.

Es ist sehr merkwürdig, daß den im periodischen System eng miteinander verknüpften Elementen, den sogen. homologen, dieselbe Reizwirkung zukommt, was sich im Verhalten von K und Rb gegen *Gymnogramme* und von Ca und Sr gegen *Osmunda* und *Salvinia* ganz deutlich offenbart.

Die eben besagten Verhältnisse treten auch beim Studium von positiver Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden in schlagendster Weise hervor. Die nebenstehende Tabelle enthält die Ergebnisse diesbezüglicher Experimente.

In dieser Tabelle steht a_1 für die Schwellen-Reaktion und sind auch jeweilige Repulsivwirkungen mit den Buchstaben r_3—r_1 gekennzeichnet, um das Bild der chemotaktischen Reaktion zu vervollständigen. Je nach der Stärke der Repulsion entsteht ein mehr oder minder lang andauerndes lebhaftes Getümmel der angelockten Samenfäden außerhalb oder innerhalb der Kapillarmündung, und wenn es nur eine schwache Apochemotaxis (r_1) gibt, so finden die Samenfäden ihren Weg tiefer in die Kapillare ohne vieles Zögern. Bei einigen stark giftigen Schwermetallsalzlösungen ist die Erkennung der positiven Reaktion dadurch sehr erschwert, daß die sicherlich nach dem Kapillarmund zueilenden Samenfäden schon in einiger Entfernung vor demselben dem Tode erliegen.

Die nachfolgend angeführten Metallsalze wurden nach ihrer anlockenden Wirkung auf die *Equisetum*-Samenfäden ganz ohne Erfolg untersucht.

1) *Osmunda javanica* Bl.

Salz	Konzentration in Mol													
	1	1/2	2/10	1/10	1/20	1/50	1/100	1/200	1/500	1/1000	1/2000	1/5000	1/10000	1/20000
NaCl	$a_3 r_3$	$a_3 r_3$	$a_3 r_2$	$a_2 r_1$	a_{2-1}	a_1	0							
NaBr			$a_3 r_2$	$a_2 r_1$	a_{2-1}	a_1	0							
NaF				$a_2 r_3$		$a_1 r_1$	0							
Na_2SO_4				$a_3 r_3$		a_1	?	0						
LiCl				$a_3 r_1$	a_2	a_{2-1}	a_1	0						
$LiNO_3$			$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	a_2	a_{2-1}	a_1	0						
$CaCl_2$				$a_3 r_3$			$a_3 r_2$			$a_3 r_1$		a_{2-1}	a_1	0
$CaSO_4$									$a_3 r_2$			a_{2-1}	a_1	0
$Ca(NO_3)_2$		$a_3 r_3$	$a_3 r_3$	$a_3 r_2$			$a_3 r_2$	$a_3 r_1$		a_3		a_2	a_1	0
$CaH_4(PO_4)_2$										$a_3 r_2$			$a_2 r_1$	
$Ca(OH)_2$								$a_3 r_3$		$a_3 r_3$				
$SrCl_2$				$a_3 r_1$			a_3			a_3		a_1	0	
$Sr(NO_3)_2$												a_1	?	0
$BaCl_2$			$a_3 r_3$	$a_2 r_3$			$a_2 r_3$			$a_1 r_2$	0			
$Ba(NO_3)_2$										$a_1 r_2$	0			
$MgCl_2$				$a_3 r_3$			$a_3 r_2$			$a_1 r_1$	0			
$MgSO_4$						$a_3 r_3$	$a_3 r_2$			$a_1 r_1$	0			
$BeCl_2$				$a_3 r_3$			$a_2 r_2$			?	0			
$BeSO_4$					$a_3 r_3$			$a_2 r_1$	a_{2-1}	?	0			
$ZnSO_4$				$a_2 r_3$		$a_2 r_3$	$a_1 r_3$	0						
$CdSO_4$				$a_1 r_3$		$a_1 r_3$	?	0						
$HgCl_2$							?	0						
$CuSO_4$							$a_2 r_3$	$a_1 r_3$	0					
$AgNO_3$							$a_1 r_3$	0						
$AuCl_3$							$a_1 r_3$	0						

KCl, KI, KBr, K_2SO_4, KNO_3, K_3AsO_2, KCSN, RbCl, Rb_2SO_4, CsCl, NH_4Cl, $(NH_4)_2SO_4$, NH_4NO_3, $(NH_4)_2HPO_4$, NH_4OH, $(NH_4)_2MoO_4$, $AlSO_4$, $SnCl_2$, $Pb(C_2H_3O_2)_2$, $UO_2(C_2H_3O_2)_2$, $MnSO_4$, $FeSO_4$, $CoCl_2$, $NiSO_4$, $PtCl_4$.

Hieraus folgt ohne weiteres, daß es bei der topotaktischen Reizwirkung der in obiger Tabelle dargestellten Verbindungen allein auf die betreffenden Kationen ankommt. Die wirksamen Kationen gehören alles in allem der 1. und 2. Vertikalreihe des periodischen Systems an. Ordnet man nun dieselben nach ihrer natürlichen Verwandtschaft und in der Reihenfolge des Atomgewichts, so erhält man folgende Serien. Neben jedem Elemente sind die Schwellenwerte, ausgedrückt in Mol, angegeben.

(I)	Li (1/100)	Na (1/50)	
(II)	Cu (1/200)	Ag (1/100)	Au (1/100)

(III)	Ca ($^1/_{10000}$)	Sr ($^1/_{5000}$)	Ba ($^1/_{1000}$)
(IV)	Be ($^1/_{1000}$?)	Mg ($^1/_{1000}$)	
(V)	Zn ($^1/_{100}$)	Cd ($^1/_{50}$)	Hg (?)

Die homologen Elemente ähneln sich, wie man sieht, in ihrer Wirkung; so sind vor allem die hohen Reizwerte der Ca-Gruppe sehr auffallend. In jeder Serie bemerkt man, daß die anlockende Wirkung, nach den Schwellenwerten beurteilt, mit steigenden Atomgewichten abnimmt, dagegen ist die Repulsion immer ausgesprochener bei schwereren Elementen. Beachtentswert ist ferner das Verhalten der Elemente der sogen. 1. Nebenreihe, K, Rb und Cs, welche hier gar nicht anlockend wirken, sondern eine bedeutende Repulsivwirkung zeigen, wovon später noch die Rede sein werde. Vor allen Dingen ist der hier zutage tretende Zusammenhang zwischen den periodischen Eigenschaften und Reizwirkung der Elemente von bedeutendem physiologischem Interesse.

Die plötzliche Aufhebung der Ortsbewegung der Samenfäden durch das Verkleben an die Kapillarwandung wurde auch hier bei den über $^1/_{100}$ Mol-Lösungen von Ca- und Sr-Salzen beobachtet, wobei jedoch die andauernden Zilienschwingungen verraten, daß die Lösungen nicht so schnell tödlich wirken. Es scheint die besagte Wirkung den Ba-Salzlösungen abzugehen, weil die Spermatozoiden darin mehrere Minuten lang lebhaft beweglich bleiben. Im allgemeinen wirken die reinen Salzlösungen mehr oder minder toxisch auf die Samenfäden, die in Kapillarflüssigkeiten mit $^1/_{10}$—$^1/_{100}$ Mol-Na-, Li- und Mg-Salze gewöhnlich nur 15—20 Minuten lang fortkommen können und sich dabei zu blasenartigem Gebilde verwandeln.

Kapitel 4. Die Reizwirkung der H- und OH-Ionen.

In meiner früheren Arbeit über die Chemotaxis der *Isoetes*-Samenfäden[1]) habe ich zuerst experimentell bewiesen, daß die H- und OH-Ionen auf die Spermatozoiden apochemotaktische Reizwirkung ausüben, wie es schon von Pfeffer vermutet wurde.

Bei Ausdehnung dieser Beobachtung auf die *Equisetum*-Spermatozoiden stieß ich auf die sehr interessante Tatsache, daß hierbei H-Ionen nicht nur abstoßend, sondern in bestimmten Konzentrationen

---

1) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 577.

auch topotaktisch anlockend wirken[1]). Bald darauf konnte ich bei *Salvinia*-Samenfäden dieselbe Erscheinung feststellen. Zwar kann man schon nach den Schriften von Jennings und Moore[2]) u. a. schließen, daß bei Infusorien die Ansammlung im sauren Medium auf der Reizwirkung der H-Ionen beruht. Neuerdings hat Kusano[3]) sehr eingehend begründet, daß die positive Chemotaxis der Myxomyceten-Schwärmsporen einzig und allein durch H-Ionen bewirkt wird. Doch geschieht in diesen genannten Fällen die Aufsuchung der optimalen Konzentrationen der H-Ionen seitens der Mikroorganismen durch eine wesentlich andere Reaktionsweise als bei den Samenfäden, i. e. durch Phobotaxis, wie man es heute nach Pfeffer allgemein heißt.

Zunächst soll hier die Zusammenstellung einiger diesbezüglicher Versuchsresultate Platz finden.

Säure	Konzentration in Mol	Spermatozoiden	
		Equisetum	*Salvinia*
HCl	1/100	$a_2 r_3$	
	1/200	$a_2 r_3$	$a_2 r_3$
	1/500	$a_1 r_3$	$a_{2-1} r_2$
	1/1000	0	$a_1 r_2$
	1/2000		0
HNO_3	1/100	$a_2 r_3$	
	1/200	$a_2 r_3$	$a_2 r_3$
	1/500	$a_1 r_2$	$a_2 r_2$
	1/1000	0	$a_1 r_2$
	1/2000		0
H_2SO_4	1/200	$a_2 r_3$	
	1/500	$a_2 r_3$	$a_2 r_3$
	1/1000	$a_1 r_2$	$a_{2-1} r_2$
	1/2000	0	$a_1 r_2$
	1/5000		0
COOH	1/200	$a_{3-2} r_3$	
|	1/500	$a_2 r_3$	$a_2 r_3$
COOH	1/1000	$a_1 r_2$	$a_2 r_2$
	1/2000	0	$a_1 r_2$
	1/5000		0

1) K. Shibata, Weitere Mitteilung über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 128.

2) H. C. Jennings and E. M. Moore, On the reactions of Infusoria to carbonic and other acids, with special reference to the causes of the gatherings spontaneously formed. Amer. Journ. Physiol., Vol. VI, 1902, S. 233.

3) S. Kusano, Studies of the chemotactic and other related reactions of the swarmspores of Myxomycetes. Journ. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo, Vol. II, 1909, S. 27.

Da die Anionen Cl, NO_3, SO_4 und $(COO)_2$, wie wir schon sahen, keine Anlockung bewirken, so ist klar, daß man es hier mit der Reizwirkung der H-Ionen zu tun hat.

Die Erkennung der positiven Chemotaxis gegen die H-Ionen ist indes dadurch sehr erschwert, daß die Abstoßung an der Kapillarmündung schon bei den Schwellenkonzentrationen für die Anlockung ziemlich ansehnlich ist. Um einige konkrete Beispiele anzuführen, verläuft das Bild der Reaktion bei *Equisetum*-Samenfäden etwa folgendermaßen:

$^1/_{100}$ Mol-H_2SO_4. Repulsion sehr stark. Weite Strecke vor dem Kapillarmund bleibt frei von Samenfäden.

$^1/_{200}$ Mol-H_2SO_4. Die von Ferne angelockten Samenfäden prallen am Kapillarmund pünktlich zurück. Erst nach 5 Min. bilden sie dort eine Ansammlung.

$^1/_{500}$ Mol-H_2SO_4. Baldige Ansammlung der Samenfäden um die Kapillarmündung; erst nach 15 Min. drängt sich das lebhafte Getümmel in die Kapillare hinein. Etwa 20 bis 30 Min. lang darin beweglich.

$^1/_{1000}$ Mol-H_2SO_4. Eine sichtbare Anlockung. Eindringen in die Kapillare nach vielem Zögern. Bleiben lebendig ziemlich lang.

$^1/_{2000}$ Mol-H_2SO_4. Keine positive Reaktion mehr bemerklich.

Noch einige weitere Beispiele zu erwähnen:

$^1/_{10}$—$^1/_{20}$ Mol-Essigsäure: Zahlreiche Samenfäden steuern nach dem Kapillarmund hin, sterben aber vor demselben.

$^1/_{100}$ Milchsäure. Vielfaches Anprallen am Kapillarmund. Dort ein vorübergehendes Getümmel.

Die positive Chemotaxis der *Salvinia*-Samenfäden gegen die H-Ionen ist im allgemeinen minder auffallend als bei *Equisetum*, dennoch wurden die Schwellenwerte etwas niedriger gefunden.

Nicht bloß die freien Säuren, sondern auch jede Verbindung, die in wässeriger Lösung H-Ionen abdissoziert, wirkt anlockend auf diese Sämenfäden, und es ist dringend geboten, bei Untersuchung der chemotaktischen Wirksamkeit eines Körpers immer auf diesen Punkt Rücksicht zu nehmen.

Ob auch den Farn-Samenfäden eine nennenswerte Reaktionsfähigkeit gegen H-Ionen zukomme, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; die einschlägigen Versuche mit den *Osmunda*-Spermatozoiden ergaben zunächst nur ein negatives Resultat.

Dagegen kann ich entschieden behaupten, daß die Samenfäden von *Isoetes* von H-Ionen nicht im geringsten proschemotaktisch gereizt werden. An dessen Stelle tritt hier in ungeahnter Weise die positive Reaktion gegen die OH-Ionen auf, wovon in meiner früheren Publikation noch keine Erwähnung getan wurde. Die Grade der Anlockung durch verschiedene Laugen und alkalisch reagierende Lösungen sind in folgender Tabelle angegeben.

Stoff	Konzentration in Mol								
	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$	$^1/_{5000}$	$^1/_{10000}$	$^1/_{20000}$	$^1/_{40000}$
KOH	$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	$a_3 r_1$	a_{3-2}	a_2	a_{2-1}	a_1	0	
NaOH	$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	$a_3 r_1$	a_{3-2}	a_2	a_1	a_1—?	0	
NH_4OH	$a_3 r_3$	$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	a_2	a_1	0			
$Ca(OH)_2$	$a_3 r_2$			$a_3 r_1$			a_1	?	0
$Ba(OH)_2$	$a_3 r_2$			$a_3 r_1$			a_{2-1}	a_1	0
Na_2CO_3	$a_3 r_2$	$a_3 r_1$		a_2		a_{2-1}	a_1	0	
K_2HPO_4	$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	a_3	a_2	a_2	a_1	0		
NaF	$a_3 r_1$	a_1	0						
KCN	$a_3 r_2$			a_1	?	0			

Wie aus obiger Zusammenstellung ersichtlich, ist die Reizwirkung der alkalischen Lösungen ziemlich ansehnlich. Da die Kationen überhaupt für *Isoetes*-Samenfäden wirkungslos sind[1]), so bleibt nichts übrig, als anzunehmen, daß die anlockende Wirkung nur auf Rechnung der OH-Ionen zu setzen ist. Die vier zuletzt angeführten Stoffe in der obigen Tabelle dissozieren bekanntlich durch Hydrolyse reichlich OH-Ionen ab, die die besagten Reizeffekte hervorbringen. In den mit Laugen gefüllten Kapillaren sterben die Samenfäden ziemlich rasch mit aufgequollenen Körpern ab.

Die positive Chemotaxis gegen OH-Ionen beschränkt sich meines Erachtens bisher nur auf ein paar verdächtige Fälle; ich erinnere an die Beobachtung von Dewitz[2]), daß die Samenfäden von der Küchenschabe, *Periplaneta orientalis*, durch die KOH-Lösung angelockt werden.

Immerhin sehr merkwürdig ist die Tatsache, daß die Samenfäden von *Isoetes* einerseits und von *Equisetum* und *Salvinia* andererseits in ihrem Verhalten gegen H- und OH-Ionen so schroff kontrastieren.

1) K. Shibata, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905, S. 569.

2) Archiv f. ges. Physiol., Bd XXXVII, 1885, S. 222—223. Vgl. hierzu auch: O. Loew, Die Chemotaxis der Spermatozoen im weiblichen Genitaltrakt. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CXI, Abt. 3, 1902. (Säugetiere.)

Kapitel 5. Die Reizwirkung der Alkaloide und der anderen organischen Basen.

Den Pflanzenalkaloiden kommt bekanntlich eine eminente Bedeutung in pharmakologischer und toxikologischer Hinsicht zu, und ihre mannigfaltigen physiologischen Einwirkungen auf den Tierorganismus werden immer noch eifrig erforscht. In ganz unerwarteter Weise stellte sich nun beim Studium der Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden heraus, daß auf dieselben die Alkaloide eine zum Teil hervorragende spezifische Reizwirkung ausüben. Die positive Chemotaxis gegen Alkaloide habe ich zuerst bei *Equisetum*[1]) beobachtet und bald darauf auch bei den übrigen, von mir untersuchten Gefäßkryptogamen. Die Experimente wurden fast ausschließlich mit den leicht löslichen Alkaloidsalzen ausgeführt. Reagierten die Lösungen sauer oder alkalisch, so mußten sie nötigenfalls durch Zusatz von Ammoniak resp. entsprechenden Säuren vorsichtig neutralisiert werden[2]), womit man die Reizwirkung der H- oder OH-Ionen[3]) ausschalten kann. Um vollkommene Sicherheit in diesem letzten Punkte zu erlangen, habe ich weiter die gewonnenen Resultate jedesmal bei geringem Überschuß von H-Ionen[4]) für *Isoetes*-Samenfäden und von OH-Ionen[5]) für *Salvinia*- und *Equisetum*-Spermatozoiden kontrolliert und immer bestätigt gefunden.

Zunächst sollen die diesbezüglichen Versuchsergebnisse tabellarisch zusammengestellt werden.

Alkaloidsalz	Konzentration in Mol	Spermatozoiden von		
		Equisetum	*Salvinia*	*Isoetes*
Koniinhydrochlorid	$^1/_{10}$		a_2 r	a_2 r
	$^1/_{20}$		a_2	a_1
	$^1/_{50}$	a_2 r	a_{2-1}	0
	$^1/_{100}$	a_1	?	
	$^1/_{200}$	?—0	0	

1) K. Shibata, Weitere Mitteilung über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Bot. Mag. Tokyo, Vol XIX, 1905, S. 130.

2) Diese Prozedur machte bisweilen die Lösungen mehr oder minder trüb, wegen teilweiser Ausfällung der freien Basen. Dadurch aber entstand keine nennenswerte Störung des Versuchs bis auf einzelne Fälle.

3) d. h. die im vorhergehenden Kapitel erörterte, anlockende Wirkung der H-Ionen auf *Salvinia*- und *Equisetum*-Spermatozoiden und der OH-Ionen auf *Isoetes*-Spermatozoiden.

4) bezw. bei natürlicher Azidität der Lösungen.

5) bezw. bei natürlicher Alkalinität.

Alkaloidsalz[1])	Konzentration in Mol	Spermatozoiden von		
		Equisetum	*Salvinia*	*Isoetes*
Piperin	Gesättigt in 10 Mol-Alkohol	0	0	a_{2-1}
Nikotinhydrochlorid	$1/10$	0	$a_{1-?}$	a_3 r
	$1/50$		0	
	$1/100$			a_2
	$1/200$			a_1
	$1/500$			0
Sparteinsulfat	$1/10$	0	0	a_3 r
	$1/20$			a_3 r
	$1/50$			a_3
	$1/100$			a_2
	$1/200$			a_1
	$1/500$			0
Atropinsulfat	$1/10$	a_3 r [2])	a_3 r	a_3 r
	$1/50$		a_2	a_3
	$1/100$	a_2	a_{2-1}	a_{3-2}
	$1/200$	a_1	0	a_2
	$1/500$	?		a_1
	$1/1000$	0		0
Skopolaminsulfat	$1/10$	a_2 r	a_2 r	a_3 r
	$1/50$	a_1	$a_{1-?}$	a_2
	$1/100$	?	0	a_1
	$1/200$	·0		0
Kokainhydrochlorid	$1/10$	a_3	a_3	0
	$1/20$		a_2	
	$1/50$	a_{3-2}	a_1	
	$1/100$	a_2	?—0	
	$1/200$	a_1	0	
	$1/1000$	0		
Pilokarpinhydrochlorid	$1/10$	0	0	0
	$1/50$			
	$1/100$			
Chininhydrochlorid	$1/20$	a_3 r	a_3 r	a_3 r
	$1/100$	a_{3-2}	a_3	a_3
	$1/200$	a_2	a_{3-2}	a_2

1) Die mehr oder minder sicher gestellten Konstitutionsformeln der Alkaloide wurden hier, wegen des Raummangels, nicht angeführt. Vergl. dazu die bekannten Handbücher, z. B. Pictet-Wolffenstein, Die Pflanzenalkaloide (1900); Czapek, Biochemie d. Pflanzen, Bd. II (1905); Österle, Pharmakochemie (1909); Winterstein und Trier, Die Alkaloide (1910).

2) Die Repulsivwirkungen, welche hierbei im allgemeinen minder scharf hervortraten, sind überall mit dem Buchstaben r bezeichnet.

Alkaloidsalz	Konzentration in Mol	Spermatozoiden von		
		Equisetum	*Salvinia*	*Isoetes*
Chininhydrochlorid	1/500	a_2	a_2	a_2
	1/1000	a_1	a_1	a_1
	1/2000	0	0	?—0
Chinidinhydrochlorid	1/20	a_3 r	a_3 r	a_3 r
	1/50	a_3		
	1/100	a_{3-2}	a_3	a_3
	1/200	a_2	a_2	a_2
	1/500	a_2	a_2	a_2
	1/1000	a_1	a_1	a_1
	1/2000	0	0	0
Cinchoninhydrochlorid	1/20	a_3 r	a_3 r	a_3 r
	1/50	a_3	a_3	a_{2-1}
	1/100	a_2	a_2	?
	1/200	a_2	a_1—?	0
	1/500	a_1—?	0	
	1/1000	0		
Strychninnitrat	1/20	a_3	a_3 r	a_3 r
	1/50		a_3	a_2
	1/100	a_3	a_2	a_1
	1/200	a_2	a_{2-1}	0
	1/500	a_1	a_1—?	
	1/1000	0	0	
Bruzinhydrochlorid	1/10	a_3 r	a_3 r	a_3 r
	1/50	a_2	a_2	a_3
	1/100	a_1	a_{2-1}	a_3
	1/200	0	a_1—?	a_3
	1/500		0	a_2
	1/1000			a_1
	1/2000			0
Papaverinhydrochlorid	1/20	0	0	a_3 r
	1/100			a_2 r
	1/200			a_1—?
Narkotinhydrochlorid	1/50	0	0	a_2 r
	1/100			a_1
	1/200			0
Hydrastinhydrochlorid	1/10	0	0	a_3 r
	1/50			a_2
	1/100			a_1
	1/200			0

Alkaloidsalz	Konzentration in Mol	Spermatozoiden von		
		Equisetum	*Salvinia*	*Isoetes*
Berberinsulfat	1/20	0	0	a_2 r
	1/50			a_2 r
	1/100			a_2
	1/200			a_1
	1/500			0
Narzeinhydrochlorid	1/20	0	0	0
	1/50			
	1/100			
Narzeinnatrium	1/20	×	0	0
	1/50			
	1/100			
Morphinhydrochlorid	1/10	a_3 r	a_3 r	a_1—?
	1/20	a_3	a_2	?
	1/50	a_2	a_1	0
	1/100	a_{2-1}	0	
	1/200	a_1—?		
	1/1000	0		
Kodeinphosphat	1/10	0	a_1 r—?	a_2 r
	1/20		0	
	1/50			a_{2-1}
	1/100			?
	1/200			0
Thebainhydrochlorid	1/50	0	0	a_2 r
	1/100			a_2
	1/200			a_1
	1/1000			0
Apomorphinhydrochlorid	1/10	?	a_3	0
	1/50	0	a_2	
	1/100		a_2	
	1/200		a_1	
	1/500		0	
Diazetylmorphinhydrochlorid	1/10	a_2	a_3 r	a_3 r
	1/20	a_1	a_2	a_3
	1/50	0	a_1	a_2
	1/100		?	a_2
	1/200		0	a_1
	1/500			0
Äthylmorphinhydrochlorid	1/10	a_2	a_3 r	a_3 r
	1/20	a_1	a_2	
	1/50	0	a_1	a_2
	1/100		?	a_1
	1/200		0	0

Alkaloidsalz	Konzentration in Mol	Spermatozoiden von		
		Equisetum	*Salvinia*	*Isoetes*
Akonitinhydrochlorid	1/50	a_{3-2}	a_2	a_2
	1/100	a_{2-1}	a_1	a_1
	1/200	$a_{1-?}$	?	?
Chelidoninsulfat	1/20	0	0	0
	1/50			
	1/100			
Kolchizin	1/20	0	0	a_2
	1/50			a_1
	1/100			0
Delphininhydrochlorid	1/20	a_3 r	a_3 r	a_2 r
	1/50	a_3	a_3	a_2
	1/100	a_2	a_2	a_1
	1/200	a_2	a_2	0
	1/500	a_1	a_1	
	1/1000	0	0	
Emetinhydrochlorid	1/20	a_3 r	a_3 r	a_3 r
	1/50	a_3 r	a_3	a_3
	1/100	a_{3-2}	a_2	a_3
	1/200	a_2	a_{2-1}	a_2
	1/500	a_1	$a_{1-?}$	a_{2-1}
	1/1000	0	0	$a_{1-?}$
Ephedrinhydrochlorid	1/10	a_3	a_3	0
	1/20	a_3	a_2	
	1/50		a_1	
	1/100	a_{2-1}	0	
	1/200	a_1		
	1/1000	0		
Physostigminsulfat und -salizylat	1/10	0	0	0
	1/50			
	1/100			
Solaninnitrat	1/20	0	0	0
	1/50			
	1/100			
Veratrinhydrochlorid	1/20	a_3	a_3	a_3
	1/50	a_{3-2}	a_2	a_2
	1/100	a_2	a_{2-1}	a_1
	1/200	a_1	$a_{1-?}$	0
	1/500	0	0	
Yohimbinhydrochlorid	1/50	a_3	a_3	a_3
	1/100	a_3	a_3	a_2
	1/200	a_2	a_2	a_1
	1/500	a_1	a_1	0
	1/1000	0	?—0	

Die Reaktionsweise der Spermatozoiden ist hier auch typisch topotaktisch: die plötzliche Wendung der Körperachse und präzise Ablenkung der Bewegungsrichtung sind überall zu konstatieren.

Es bedarf keiner Erörterung, daß die durch die Alkaloidsalze bewirkte Anlockung auf die Reizwirkung der Alkaloidanteile (eventuell -Kationen) der Moleküle zurückzuführen ist. Daß auch die freie Alkaloidbase, falls sie in genügendem Grade wasserlöslich ist, Anlockung bewirken kann, geht aus dem Verhalten des Kolchizins[1]) hervor.

Überblickt man nun die Resultate der in obiger Tabelle zusammengestellten Experimente, so nimmt man zunächst wahr, daß alle Alkaloide keineswegs gleichmäßig auf alle Samenfäden wirken, sondern vielmehr spezifische Empfänglichkeit der den verschiedenen phyletischen Stämmen angehörigen Samenfäden sehr deutlich zutage tritt, wie es auch bereits in den vorhergehenden Kapiteln mit Nachdruck betont wurde. Um nur einige prägnantere Beispiele anzuführen, sind Kokain und Ephedrin ganz unwirksam für die *Isoetes*-Samenfäden, aber die beiden wirken ziemlich stark anlockend auf die Spermatozoiden von *Equisetum* und *Salvinia*. Nikotin, Spartein, Thebain und die Isochinolin-Alkaloide üben einen deutlich positiv-chemotaktischen Reiz auf die Samenfäden von *Isoetes*, nicht aber auf die von *Equisetum* und *Salvinia* aus[2]). Ferner steht *Salvinia* einzig da in der Reizbarkeit durch Apomorphin. Die genannten Alkaloide besitzen daher sozusagen einen diagnostischen Wert für die betreffenden Samenfäden-Arten. Im großen und ganzen zeigt *Equisetum* im Verhalten der Spermatozoiden gegen Alkaloide vielmehr Anklänge mit *Salvinia* als mit *Isoetes*. Es ist auch sehr interessant zu bemerken, daß die Farn-Samenfäden in ihrer Sensibilität gegen Alkaloide, soweit meine Erfahrung reicht, mit den *Salvinia*-Spermatozoiden übereinstimmen, so z. B. reagieren die Samenfäden von *Gymnogramme* und *Osmunda* prompt auf die $^1/_{10}$ Mol-Lösungen von Kokain und Ephedrin.

Die nähere Betrachtung obiger Tabelle erschließt ferner manche bemerkenswerte Tatsache bezüglich des Zusammenhanges zwischen der chemischen Struktur der Alkaloide und deren Reizwirkung auf bestimmte Spermatozoiden; auf einige von denselben möchte ich hier kurz hinweisen.

---

1) Die wässerige Lösung des Kolchizins reagiert neutral.

2) Die Isochinolin-Alkaloide scheiden sich z. T. bei der Neutralisierung der sauer reagierenden Lösungen ab, trotzdem kann man deren Wirkungslosigkeit auf die *Equisetum*- und *Salvinia*-Spermatozoiden in überzeugender Weise nachweisen.

Auf alle untersuchten Samenfäden wirken am ausgiebigsten die Alkaloide der Chinolin-Gruppe, insbesondere Chinin und Chinidin, deren Schwellenwerte oft $^1/_{1000}$ Mol nach unten überschreiten. Die schwächere chemotaktische Reizwirkung des Cinchonins findet ihr Gegenstück in der bekannten Minderwertigkeit in Heil- und Giftwirkung dieses Alkaloids. Den Chinolin-Alkaloiden nähern sich in der Reizwirkung die beiden folgenden mit unbekannter Konstitution: Emetin und Yohimbin, deren chemische Verwandtschaft mit den Chinabasen doch wohl aus der systematischen Stellung ihrer Mutterpflanzen einigermaßen zu vermuten ist.

Die vier Isochinolin-Alkaloide, Hydrastin, Papaverin, Narkotin und Berberin, die bekanntlich in chemischer Konstitution große Analogie bieten, zeichnen sich durch die Tatsache aus, daß sie ausschließlich auf die *Isoetes*-Samenfäden anlockend wirken. Die Wirkungslosigkeit der letzten Isochinolin-Base, des Narzeins, kann man wohl durch die Anwesenheit der den Säurecharakter bedingenden COOH-Gruppe in seinem Molekül erklären[1]). Auf gleichem Grund beruht sehr wahrscheinlich das sonderbare Verhalten des Kokains, das, im Gegensatz zu anderen Pyrrolidin-Basen, keine Anlockung der *Isoetes*-Samenfäden bewirkt. Euchinin, ein Karbonsäureester des Chinins, zeigt ebenfalls keine chemotaktische Wirkung.

Unverkennbar ist bei den *Isoetes*-Samenfäden die begünstigende Wirkung der Methoxyl (OCH_3)-Gruppe in Alkaloid-Molekülen auf deren Reizwirkung, wie aus dem Vergleich der Schwellenwerte folgender Alkaloide hervorgeht.

Cinchonin $^1/_{50}$	$\xrightarrow{OCH_3}$	Chinin $^1/_{1000}$		
Strychnin $^1/_{100}$	$\xrightarrow{2(OCH_3)}$	Bruzin $^1/_{1000}$		
Morphin $^1/_{10}$?	$\xrightarrow{OCH_3}$	Kodein $^1/_{50}$	$\xrightarrow{OCH_3}$	Thebain $^1/_{200}$.

Übrigens enthalten alle oben angeführten, chemotaktisch wirksamen Isochinolin-Basen die OCH_3-Gruppe. Die Wirksamkeit der beiden künstlichen Morphin-Derivate, Dionin und Heroin, auf die *Isoetes*-Samenfäden ist auch wohl in ähnlicher Weise auf die

1) Es ist hinlänglich bekannt, daß die medizinisch-physiologische Wirkung eines basischen Körpers durch Eintritt von Karboxyl-Gruppen in sein Molekül bedeutend geschwächt oder ganz aufgehoben wird. Um nur ein paar Beispiele anzuführen: Anilin ist stark giftig, aber m-Aminobenzoesäure wird nach Salkowsky in großer Menge vertragen. Pyrrol wirkt schwer lähmend, während α-Karbopyrrolsäure unwirksam ist. Vergleiche S. Fränkel: Die Arzneimittelsynthese, Berlin, 1906, S. 92.

Substitution des Hydroxyl-Wasserstoffs durch eine Äthyl- resp. 2 Azetyl-Gruppen zurückzuführen[1]).

Die beiden in pharmakologischer Hinsicht analogen Alkaloide, Pilokarpin und Physostigmin wirken in auffälliger Weise auf keine der untersuchten Samenfäden anlockend. Andererseits üben Veratrin, Akonitin und Delphinin, welche in ihrer physiologischen Einwirkung auf den Tierorganismus einander sehr ähnlich sind, gleichmäßig auf alle Samenfäden-Arten einen ziemlich starken chemotaktischen Reiz aus.

An dieser Stelle möchte ich die Giftwirkung der Alkaloide auf die Samenfäden, welche wiederum manche interessante Eigentümlichkeiten darbieten, kurz erwähnen.

Am schädlichsten wirkten auf alle Samenfäden die China-Alkaloide, Chinin und Chinidin; in den $^1/_{10}$—$^1/_{200}$ Mol-Lösungen stellen die Samenfäden ihre Bewegung momentan ein, die Körper ziehen sich stark zusammen und zerfallen schließlich in eine körnige Masse; eine $^1/_{1000}$ Mol-Lösung ist aber schon ziemlich unschädlich. Cinchonin wirkt schon weit weniger toxisch; aber die *Salvinia*-Samenfäden zeigten in den $^1/_{20}$—$^1/_{50}$ Mol-Lösungen dieses Alkaloids ein charakteristisches Agglutinationsphänomen, das sehr wahrscheinlich auf der chemischen Veränderung der Oberflächenbeschaffenheit der Plasmakörper beruht. Strychnin und Bruzin wirken nicht sofort tödlich selbst in $^1/_{20}$—$^1/_{50}$ Mol-Lösungen. Eine chininähnliche Giftwirkung entfaltet auch Delphinin. Daß aber die chemotaktische Wirkung und Giftigkeit keinen Parallelismus aufweist, geht daraus deutlich hervor, daß das stark anlockende Yohimbin praktisch ungiftig ist, und die Samenfäden von *Equisetum* wurden in einer $^1/_{50}$ Mol-Lösung dieses Alkaloids auffallenderweise zu einer, sonst niemals beobachteten, sehr regen Bewegungstätigkeit angespornt. Die Giftigkeit des Emetins ist auch keine große. Andererseits ragt das nicht anlockend wirkende Solanin in der Giftwirkung über alle untersuchten Alkaloide hervor; $^1/_{2000}$—$^1/_{5000}$ Mol-Lösungen dieses Alkaloids wurden erst ohne Schaden vertragen. Stark giftig auf die *Equisetum*- und *Salvinia*-Samenfäden wirkt ferner Apomorphin, das schon in $^1/_{200}$—$^1/_{500}$ Mol-Lösungen tötend ist. Die übrigen Alkaloide sind minder toxisch, z. T. fast ungiftig, selbst in konzentrierten Lösungen. Erwähnen möchte ich hier noch die charakteristische Wirkung des

1) Diese Substitution bewirkt auch in pharmakologischer Hinsicht einen Umschlag in der Kodein-Wirkung. Es wird nämlich die narkotische Wirkung des Morphins vermindert, die tetanische Wirkung, die Wirkung auf die motorischen Nerven und auch die Giftigkeit dagegen gesteigert (Fränkel, a. a. O. S. 386).

Berberins auf die *Isoetes*-Samenfäden; deren schraubig gewundene Körper in 1/50 Mol-Lösung dieses Alkaloids kontrahieren sich zu einem gelb gefärbten, kurzstäbchenförmigen Gebilde, trotzdem hält ihre normale Beweglichkeit noch lange Zeit an.

Es liegt der Gedanke nahe, daß die oben besprochene chemotaktische Reizwirkung der Alkaloide wenigstens teilweise mit ihrem chemischen Charakter als substituierte Amine verknüpft ist. Es ist dabei zu bemerken, daß Stickstoff in den Molekülen keineswegs immer im Ringschluß zu stehen braucht. Das kann man schon daraus entnehmen, daß die *Equisetum*- und *Salvinia*-Samenfäden auf Ephedrin reagieren, dem nach neueren Untersuchungen sehr wahrscheinlich folgende Strukturformel zukommt: $C_6H_5 \cdot CH \cdot OH \cdot CH(NH \cdot CH_3) \cdot CH_3$.

Die verschiedenen Stickstoffbasen mit einfacherer Struktur wurden sodann auf ihre chemotaktische Wirkung näher geprüft. Daß für *Equisetum*- und *Salvinia*-Samenfäden obige Voraussetzung annähernd zutrifft, ist aus nachfolgenden Resultaten ersichtlich. Es muß aber gleich angegeben werden, daß die *Isoetes*-Samenfäden auf keine der untersuchten Verbindungen, mit einziger Ausnahme von Piperidin, positiv chemotaktisch reagierten.

Stoff	Konzentration in Mol	Spermatozoiden	
		Equisetum	*Salvinia*
Aliphatische Verbindungen[1]):			
Tetramethylendiamin	1/10	a_3 r	a_2 r
$CH_2-CH_2-NH_2$	1/50	a_2 r	a_1 r
|	1/100	a_1 r	0
$CH_2-CH_2-NH_2$	1/200	?	
	1/500	0	
Trimethylendiamin	1/10	a_3 r	a_2 r
CH_2-NH_2	1/50	a_2 r	a_1 r
|	1/100	a_1 r	0
CH_2	1/200	?	
|	1/500	0	
CH_2-NH_2			
Allylamin	1/10	a_3 r	0
$CH_2=CH-CH_2-NH_2$	1/20	a_2 r	
	1/50	a_1 r	
	1/100	?	
	1/200	0	

1) Sämtlich als neutrale salzsaure Salze.

Stoff	Konzentration in Mol	Spermatozoiden	
		Equisetum	*Salvinia*
Propylamin $CH_3-CH_2-CH_2-NH_2$	1/10 1/50 1/100	a_2 r a_1 r 0	0
Äthylamin $CH_3-CH_2-NH_2$	2/10 1/10 1/20 1/50	a_2 r a_1 r ? 0	0
Methylamin CH_3-NH_2	2/10 1/10 1/50	0	0
Trimethylamin $(CH_3)_3N$	2/10 1/10	0	0
Guanidin $NH=C(NH_2)_2$	1/10 1/50	0	0
Zyklische Verbindungen[1]:			
Pyridin N	1/10 1/50 1/100	a_1 r ? 0	0
α-Pikolin CH_3, N	1/10 1/50 1/100	0	0
α,γ-Lutidin CH_3, CH_3, N	1/10 1/50 1/100	0	0
Kollidin CH_3, CH_3, CH_3, N	1/10 1/50 1/100	0	0

1) Die Lösungen reagierten schwach alkalisch oder neutral.

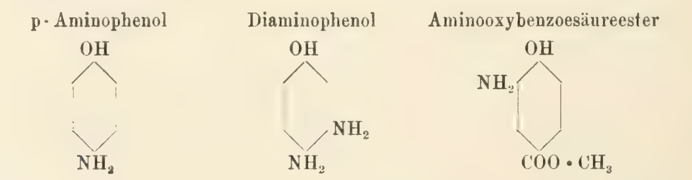
Stoff	Konzentration in Mol	Spermatozoiden	
		Equisetum	*Salvinia*
Chinolin N	Tröpfchen suspendiert in Wasser	a_1	a_1—?
Akridin N	Kriställchen in Wasser	0	0
Piperidin (Chlorhydrat) H H H H H NH	$^1/_{10}$ $^1/_{20}$ $^1/_{50}$ $^1/_{100}$	a_2 r a_1 r ? 0	a_1 ? 0
Piperazin (Chlorhydrat) NH H H H H NH	$^1/_{10}$ $^1/_{20}$ $^1/_{50}$	a_1 r ? 0	0
Anilin NH_2	$^1/_{10}$ $^1/_{20}$ $^1/_{50}$ $^1/_{100}$	a_2 a_1 ? 0	a_2 a_1 0
p-Toluidin CH_3 NH_2	Gesättigte Lösung Do. 1 : 2	a_2 a_1	a_2 a_1—?
Äthylanilin $NH—CH_2—CH_3$	Gesättigte Lösung	a_1	a_1

Stoff	Konzentration in Mol	Spermatozoiden	
		Equisetum	*Salvinia*
Dimethylanilin (Strukturformel: Benzolring mit $N(CH_3)_2$)	Gesättigte Lösung	a_1	a_1
p-Phenylendiamin[1]) (Chlorhydrat) (Strukturformel: Benzolring mit NH_2 / NH_2)	$^1/_{10}$ $^1/_{50}$	(?)	(?)
m-Phenylendiamin[1]) (Chlorhydrat) (Strukturformel: Benzolring mit NH_2 / NH_2)	$^1/_{10}$ $^1/_{50}$	(?)	(?)
Phenylhydrazin (Strukturformel: Benzolring mit $NH—NH_2$)	Gesättigte Lösung Do. 1 : 2 Do. 1 : 5	a_2 a_1 ?	a_2 a_1 ?
Naphthylamin[1]) (Chlorhydrat) (Strukturformel: Naphthalinring mit NH_2)	$^1/_{50}$	a_1r (?)	a_1r (?)
Skatol (Strukturformel mit CH_3 / NH_2)	Gesättigte Lösung (ca. $^1/_{50}$ Mol)	a_1	0
Aminoazobenzol (Chlorhydrat) (Strukturformel: NH_2-Benzolring — N = N — Benzolring)	$^1/_{50}$	a_1r (?)	0

1) Die Lösungen reagierten sauer, so daß die positive Reaktion nicht eindeutig sein kann.

Hieraus ersieht man, daß in der Tat auf die Samenfäden von *Equisetum* und *Salvinia* auch die primären, sekundären sowie tertiären Basen mit einfacherer Struktur anlockend wirken, aber sie stehen in ihren Reizwerten weit hinter denen der natürlichen Alkaloide zurück. Es muß wohl angenommen werden, daß die im komplizierten molekularen Aufbau der Alkaloide dargebotenen Atomverkettungen in irgend einer Weise die Begünstigung der Reizwirkung bedingen. Bei *Isoetes*-Samenfäden mußte das eben besprochene Moment allein bestimmend sein für das Zustandekommen der anlockenden Wirkung, weil, wie gesagt, dieselben auf keinen der untersuchten einfacheren Stoffe reagieren, mit einziger Ausnahme von Piperidin, das schon wesentlich dem Alkaloid-Koniin nahe steht. Die Reihe der aliphatischen Amine in der obigen Tabelle läßt ferner klar erkennen, daß die Reizwirkung mit der abnehmenden Länge der Kohlenstoffkette herabsinkt, schließlich bis zu Null. In diesem Falle kann man sich die Funktion der Kohlenstoffkette etwa so vorstellen, daß sie das ganze Molekül an die reizbare Plasmastruktur der Samenfäden näher heranbringt oder an diese verankert[1]), so daß die eigentlich wirkende basische Gruppe erst in voller Aktion treten kann. Diese Voraussetzung müßte gerade bei gut anlockenden Alkaloiden, wie oben angedeutet, in besonders günstiger Weise erfüllt sein.

Durch die Anlagerung bestimmter Atomgruppe im Moleküle der Stickstoff-Basen wird die chemotaktische Reizwirkung abgeschwächt oder gänzlich vernichtet. Wir sahen schon oben die Wirkungslosigkeit der höheren Homologe des Pyridins. Weiter sind alle Phenolderivate ohne Reizwerte, so z. B.



Die Aminosäuren, Glykokoll, Alanin, Leucin, Asparaginsäure, Glutaminsäure und Asparagin, und ferner die sämtlichen untersuchten Eiweißkörper wirken freilich gar nicht anlockend.

---

[1]) Analoges findet man u. a. bei Enzymwirkungen; so zum Beispiel spalten Maltase, nach Emil Fischerschen bekannten Untersuchungen, wohl α-Glukoside, aber nicht entsprechende Pentoside.

Die Säureamide, Anilid und Hydrazid, mit der Bindung NH_2-CO, sind auch gänzlich wirkungslos. Ich habe mit folgenden Substanzen experimentiert, durchaus mit negativem Erfolg:

> Harnstoff, Azetamid, Propionamid, Oxamid, Succinamid, Succinimid, Benzamid, Salizylamid, Azetanilid, m-Nitrobenzhydrazid.

Verschiedene Harnstoffderivate sind ebenfalls unwirksam, so z. B.: Alloxan, Methyluracil, Xanthin, Theobromin, Koffein usw.[1]).

Der positive Erfolg mit den Alkaloiden und gewissen substituierten Aminbasen bewegte mich, auch eine Anzahl der Farbstoffbasen im Bereich meiner Untersuchung zu ziehen. Ich täuschte mich nicht in meiner Erwartung, wie folgende Tabelle zeigt.

Stoff	Konzentration in Mol	Spermatozoiden		
		Equisetum	*Salvinia*	*Isoetes*
Methylenblau	$^1/_{10}$	a_2	a_3	a_3
$C_6H_3-N(CH_3)_2$	$^1/_{100}$	a_2	a_3	a_3
$N \langle \quad \rangle S$	$^1/_{200}$	a_1	a_2	a_2
$C_6H_3=N(CH_3)_2$	$^1/_{500}$	0		
\	$^1/_{1000}$		a_1	a_1
Cl	$^1/_{2000}$		0	0
Thionin	$^1/_{10}$	a_2	a_3	a_3
$C_6H_3-NH_2$	$^1/_{100}$	a_1	a_3	a_3
$N \langle \quad \rangle S$	$^1/_{200}$	0		
$C_6H_3=NH \cdot HCl$	$^1/_{500}$		a_2	a_2
	$^1/_{1000}$		a_1	a_1
	$^1/_{2000}$		0	0
Neutralrot	$^1/_{50}$	a_2	a_3	a_2
$C_6H_3\ N(CH_3)_2Cl$	$^1/_{100}$	a_2-a_1	a_3-a_2	a_2
$N \langle \quad \rangle N$	$^1/_{200}$	$a_1-?$	a_2	a_1
$C_6H_2-NH_2$	$^1/_{500}$	0	a_2	0
$\diagdown CH_3$	$^1/_{1000}$		0	
Safranin	$^1/_{20}$	?	a_3	a_3
$C_6H_2-CH_3 \cdot NH_2$	$^1/_{100}$		a_3	a_3
$N \langle \quad \rangle N-C_6H_5 \cdot Cl$	$^1/_{200}$		a_2	a_2
$C_6H_2-CH_3NH_2$	$^1/_{1000}$		a_1	a_1
	$^1/_{2000}$		?	0
	$^1/_{5000}$		0	
Indulin	$^1/_{50}$	?	a_2-a_1	a_2-a_1
$C_6H_5HN \rangle C_6H_2 \langle N \rangle C_6H_3NH_2$	$^1/_{100}$		a_1	a_1
$C_6H_5N \quad N$	$^1/_{200}$		0	0
C_6H_5				

[1]) Auf die Unwirksamkeit des Glyoxalinrings kann man übrigens schon nach dem oben erwähnten Verhalten des Alkaloids Pilokarpins schließen. Die Pyrimidin- und Pyrazolonderivate stellten sich durchgehends als wirkungslos heraus.

Die oben angeführten Experimente zeigen, daß gewisse basische Farbstoffe in ihrer anlockenden Wirkung wohl mit stark reizenden Alkaloiden konkurrieren können[1]). Durch die hochkomplizierte Molekular-Struktur dürfte hier auch die Verankerung an den reizaufnehmenden Plasmakörper der Samenfäden irgendwie begünstigt worden sein. Die Reaktion besteht hier, wie bei anderen Fällen, in erster Linie aus topischer Anlockung, aber die starke Anhäufung der Samenfäden an der Kapillarmündung wird auch dadurch herbeigeführt, daß die konzentrierten Lösungen der oben erwähnten Farbstoffe auf die Samenfäden in hohem Maße agglutinierend und bewegungshemmend wirken[2]). In verdünnteren Lösungen wirken sie minder schädlich und die Samenfäden behielten, nach plötzlicher vorübergehender Inaktivierung beim Eintritt in die Diffusionssphäre, noch mehrere Minuten lang ihre Beweglichkeit, oder wenigstens rege Zilienbewegung bei. Es ist gewiß ein fesselnder Anblick, die zierlich vitalgefärbten Samenfäden in den Kapillarlösungen lebhaft umherwimmeln zu sehen[3]). Besonders schön fällt es aus, wenn die lebenden Samenfäden sich in Thioninlösungen am Kern blau, am Plasmateile rot tingiert zeigen.

Die Experimente mit *Equisetum*-Samenfäden haben ergeben, daß Aurantia, Auramin, Methylviolett und Fuchsin eine schwache Anlockung bewirken, dagegen sind Oxazin[4])- und Akridinderivate[5]) für alle untersuchten Samenfäden wirkungslos. Erwähnt sei hier noch, daß wasserlösliches Nigrosin, Sulfosäure-Derivat des Indulins, im Gegensatz zur Mutterbase, keinen Reizwert besitzt[6]).

---

1) Die spezifisch-physiologischen Wirkungen der organischen Farbstoffe sind schon mehrmals Gegenstand der pharmakologischen Forschung geworden. Methylenblau, um nur ein Beispiel anzuführen, wirkt nach Guttmann und Ehrlich vernichtend auf die Malaria-Erreger, sogar viel energischer als Chinin.

2) Dieser Umstand hat in einigen Fällen (z. B. Versuche mit Safranin und Indulin bei *Equisetum*-Samenfäden), sichere Entscheidung des Ausfalls der Experimente fast unmöglich gemacht. Die temporäre Bewegungshemmung ist sehr wahrscheinlich auf eine besondere Reizbarkeit, die nach Rothert (Flora, Bd. 88, 1901, S. 374) als Chemokinesis zu bezeichnen ist, zurückzuführen. Eine ähnliche Reizerscheinung begegnet man vielfach auch bei verschiedenen Alkaloiden.

3) Die *Isoetes*-Samenfäden zeigten in Methylenblaulösungen eine intensive Vitalfärbung am vorderen Drittel des Körpers, während der Blepharoplast völlig farblos bleibt.

4) z. B. Gallocyanin, Cyanamin.

5) Phosphin, Akridinrot, Akridinorange.

6) Wir sahen bereits oben vielfach die Fälle, daß Eintritt von Säure-Gruppen im Moleküle die Reizwirkung des basischen Körpers vernichtet. (Siehe S. 30.)

Kapitel 6. Relation zwischen Reiz- und Reaktionsgröße.

Bekanntlich hat Pfeffer[1]) zum ersten Male festgestellt, daß bei Chemotaxis von Farn-Samenfäden und Bakterien ein dem Weberschen Gesetz analoges Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße sich konstatieren läßt. Man braucht nur die subjektive Empfindung der menschlichen Sinne durch die objektive Größe der chemotaktischen Reaktion zu ersetzen, um die von Pfeffer aufgedeckte Relation im Wortlaut des Weber-Fechnerschen Gesetzes auszudrücken: „Bei Zunahme des Reizes in geometrischer Progression wächst die Reaktion in arithmetischer Progression und dementsprechend ist die Reaktion proportional dem Logarithmus des Reizes“.

Zur Erkennung dieser Gesetzmäßigkeit kann man sich, nach Pfeffer, der Ermittelung der Unterschiedsschwelle bedienen, d. h. des Reizzuwachses, welcher einem schon wirkenden Reiz hinzugefügt werden muß, um eine ebenmerkliche Schwellenreaktion zu erzielen, die immer dieselbe konstante Größe darstellt. Befinden sich also die Farnsamenfäden in einer homogenen Lösung der Apfelsäure, so wird ihre Sensibilität gegen dieselbe soweit abgestumpft, daß innerhalb gewisser Grenzen immer eine 30 mal konzentriertere Kapillarflüssigkeit erst eine eben merkliche neue Reaktion hervorruft. Dann kann man hierbei, um einen kurzen Ausdruck zu gebrauchen, davon sprechen, daß die Unterschiedsschwelle 30 beträgt. Ich habe auch nachgewiesen, daß die Unterschiedsempfindung der *Isoetes*-Samenfäden gegen Äpfelsäure eine viel gröbere als die vorige ist; die Schwellenreaktion tritt hier stets dann ein, wenn die Kapillarflüssigkeit 400 mal so konzentriert ist als das Außenmedium[2]).

Die Feststellung der gesetzmäßigen Relation zwischen Reiz- und Reaktionsgröße stellt nicht nur an sich eine wichtige physiologische Erkenntnis dar, sondern in anderer Richtung hat sie dadurch eine große Bedeutung gewonnen, daß die genaue Ermittelung der Unterschiedsschwelle, wie es im folgenden Kapitel näher darzutun ist, zur Erörterung der Frage, ob eine einzige oder mehrere differente Sensibilitäten vorliegen, geradezu unerläßlich ist.

Die Ausführung der Versuche ist immer dieselbe. Das Prothallienmaterial wird nach Auswaschen mit destilliertem Wasser

1) W. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen, Bd. I, 1884, S. 395.

2) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XLI, 1905, S. 374.

und äußerlichem Abtrocknen mittels Fließpapier in einen Tropfen der Versuchslösung gebracht, welche noch einige Male durch Absaugen erneuert wird. Den in dieses Medium herausschwärmenden Samenfäden werden die Kapillaren mit den konzentrierteren Lösungen hinzugeschoben. Der Ausfall des Versuchs muß, in Rücksicht auf die Diffusion der Lösung, stets möglichst bald nach Zuschieben der Kapillaren entschieden werden. Die Experimente erstrecken sich auf alle wichtigeren Repräsentanten der chemotaktisch wirksamen Verbindungen und die gewonnenen Resultate werden in folgenden Zeilen dargestellt.

A. Die *Equisetum*-Spermatozoiden.

Die Versuche mit äpfelsaurem und mesoweinsaurem Natron ergaben zunächst folgende Resultate.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)	Die Außenflüssigkeit besitzt die				
	$^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{30}$	$^1/_{40}$	$^1/_{50}$-fache
	Konzentration und enthält (Mol)				
Äpfelsaures Natrium $^1/_{100}$	$^1/_{1000}$ 0	$^1/_{2000}$ 0	$^1/_{3000}$?	$^1/_{4000}$ a_1	$^1/_{5000}$ a_2
$^1/_{200}$	$^1/_{2000}$ 0	$^1/_{4000}$ 0	$^1/_{6000}$?	$^1/_{8000}$ a_1	$^1/_{10\,000}$ a_2
$^1/_{1000}$			$^1/_{30\,000}$ 0	$^1/_{40\,000}$ a_1	$^1/_{50\,000}$ a_2
Mesoweinsaures Natrium $^1/_{100}$		$^1/_{2000}$ 0	$^1/_{3000}$?	$^1/_{4000}$ a_1	$^1/_{5000}$ a_2

Hieraus folgt, daß das oben besprochene Gesetz hier auch seine Gültigkeit bewährt und die Unterschiedsschwelle eben erreicht wird, wenn die Konzentration der Malat- resp. Mesotartrat-Ionen in der Kapillarflüssigkeit 40 mal größer ist als das Außenmedium, was nahezu mit dem schon für Farnsamenfäden konstatierten Sachverhältnis übereinstimmt.

Dasselbe gilt auch für die Reizwirkung der Metall-, H- und Alkaloid-Ionen, wie es aus folgender Zusammenstellung deutlich hervorgeht.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit besitzt die 1/10	1/20	1/30	1/40	1/50- fache Konzentration u. enthält an gleichnam. Stoff (Mol)
$CaCl_2$	1/100	1/1000 0		1/3000 ?—a_1		1/5000 a_2
$Sr(NO_3)_2$	1/100	1/1000 0		1/3000 a_1		1/5000 a_2
$MgCl_2$	1/50	1/500 0	1/1000 0			1/2500 a_2
$MgCl_2$	1/100	1/1000 0	1/2000 0			1/5000 a_2
H_2SO_4	1/500	1/5000 0	1/10 000 0		1/20 000 a_1	
Atropinsulfat	1/10	1/100 0		1/300 a_1		1/500 a_2
Kokainhydrochlorid	1/10	1/100 0		1/300 a_1		1/500 a_2
Chininhydrochlorid	1/20	1/200 [1] 0		1/600 a_1		1/1000 a_2
Strychninnitrat	1/20	1/200 0		1/600 a_1		1/1000 a_2

Also bei den anlockend wirkenden Kationen, Ca, Sr, Mg und H, und Alkaloiden beträgt die Unterschiedsschwelle überall 30—40.

B. Die *Salvinia*-Samenfäden.

Es wurden zunächst mit den chemotaktisch wirksamen Malaten und Maleinaten folgende Experimente (obere Tab. S. 42) angestellt.

Die Versuche ergaben übereinstimmend, daß für die Reizwirkung der Malat- und Maleinat-Ionen die Unterschiedsschwelle 50 gilt. Dieses relative Maß der Abstumpfung durch die vorhergehende Reizung wurde aber bei der positiven Chemotaxis gegen Ca-, Sr- und H-Ionen sowie Alkaloide etwas niedriger gefunden, wie das die folgende Zusammenstellung (untere Tabelle S. 42) zeigt.

1) Die 1/200 Mol-Chininhydrochloridlösung wirkt stark schädigend auf die Samenfäden und der Ausfall des Versuchs konnte nur nach dem Verhalten der Samenfäden, die sich in unmittelbarer Nähe der Kapillarmündung befanden, beurteilt werden. Es wurde im allgemeinen konstatiert, daß dieselbe Lösung, als Außenmedium angewandt, weniger toxisch wirkt als in den Kapillaren. In den letzteren wirken vielleicht gewisse Nebenumstände nachteilig auf die Resistenz der Samenfäden.

Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)		Die Kapillarflüssigkeit besitzt 20	30	40	50	60	70-fache Konzentration und enthält an gleichnamigem Stoff (Mol)
Äpfelsaures Natrium	$^1/_{10000}$	$^2/_{1000}$ (0)	$^3/_{1000}$ (0)	$^4/_{1000}$ (?)	$^5/_{1000}$ (a_1)	$^6/_{1000}$ (a_2)	$^7/_{1000}$ (a_3)
	$^1/_{20000}$	$^2/_{2000}$ (0)	$^3/_{2000}$ (0)	$^4/_{2000}$ (?)	$^5/_{2000}$ (a_1)	$^6/_{2000}$ (a_2)	$^7/_{2000}$ (a_3)
	$^1/_{100000}$	$^2/_{10000}$ (0)	$^3/_{10000}$ (0)	$^4/_{10000}$ (?)	$^5/_{10000}$ (a_1)	$^6/_{10000}$ (a_2)	$^7/_{10000}$ (a_3)
Maleins. Kalium	$^1/_{20000}$	$^2/_{2000}$ (0)	$^3/_{2000}$ (0)		$^5/_{2000}$ (a_1)		$^7/_{2000}$ (a_2)
	$^1/_{50000}$	$^2/_{5000}$ (0)	$^3/_{5000}$ (0)		$^5/_{5000}$ (a_1)		$^7/_{5000}$ (a_2)

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit besitzt $^1/_{10}$	$^1/_{20}$	$^1/_{30}$	$^1/_{40}$	$^1/_{50}$-fache Konzentration und enthält an gleichnam. Stoff (Mol)
$Ca(NO_3)_2$	$^1/_{10}$	$^1/_{100}$ 0	$^1/_{200}$?	$^1/_{300}$ a_1	$^1/_{400}$ a_2	
	$^1/_{100}$	$^1/_{1000}$ 0	$^1/_{2000}$?	$^1/_{3000}$ $a_1 - a_2$	$^1/_{4000}$ a_3	
$SrCl_2$	$^1/_{10}$	$^1/_{100}$ 0	$^1/_{200}$ 0	$^1/_{300}$ a_1	$^1/_{400}$ a_2	
	$^1/_{100}$	$^1/_{1000}$ 0	$^1/_{2000}$ 0—?	$^1/_{3000}$ $a_1 - a_2$	$^1/_{4000}$ a_3	
HCl	$^1/_{100}$	$^1/_{1000}$ 0		$^1/_{3000}$?—a_1		$^1/_{5000}$ a_2
	$^1/_{500}$	$^1/_{5000}$ 0		$^1/_{15000}$ a_1		$^1/_{25000}$ a_2
Chininhydrochlorid	$^1/_{50}$		$^1/_{1000}$ 0—?	$^1/_{1500}$ $a_1 - a_2$	$^1/_{2000}$ a_3	$^1/_{2500}$ a_3
	$^1/_{100}$	$^1/_{1000}$ 0	$^1/_{2000}$ a_1	$^1/_{3000}$ $a_2 - a_3$	$^1/_{4000}$ a_3	$^1/_{5000}$ a_3
	$^1/_{200}$	$^1/_{2000}$ 0	$^1/_{4000}$ a_1	$^1/_{6000}$ $a_2 - a_3$	$^1/_{8000}$ a_3	

Die Unterschiedsschwelle beträgt hier also für die Reizung von Ca-, Sr- und H-Ionen 30, und für die des Chinins 20—30.

C. Die *Isoetes*-Samenfäden.

Die Unterschiedsempfindlichkeit der *Isoetes*-Samenfäden für die Malat- und verwandten chemotaktisch wirksamen Dikarbonsäure-

Anionen ist, wie ich schon früher festgestellt habe, eine viel gröbere als die der Farnsamenfäden und auch der vorhergehenden Fälle; die Unterschiedsschwelle wird hierbei erst durch 400 mal stärkere Konzentration der Kapillarflüssigkeit erreicht. Es ist sehr beachtenswert, daß auch bei der positiven Chemotaxis gegen OH-Ionen ein ganz ähnliches Verhältnis obwaltet. Die Versuche mit NaOH ergaben folgendes Resultat.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit besitzt				
		$^1/_{100}$	$^1/_{300}$	$^1/_{400}$	$^1/_{500}$	$^1/_{700}$
		fache Konzentration und enthält an NaOH (Mol)				
NaOH	$^1/_{1000}$	$^1/_{100\,000}$ 0	$^1/_{300\,000}$ 0	$^1/_{400\,000}$?	$^1/_{500\,000}$ a_1	$^1/_{700\,000}$ a_2
	$^1/_{100}$	$^1/_{10\,000}$ 0	$^1/_{30\,000}$ 0	$^1/_{40\,000}$ 0—?	$^1/_{50\,000}$ a_1	$^1/_{70\,000}$ a_2

Die Unterschiedsschwelle beträgt hier also ebenfalls 400—500.

Die Versuche mit einigen chemotaktisch wirksamen Alkaloiden ergaben aber einen wesentlich kleineren Wert der Unterschiedsschwelle.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit besitzt					
		$^1/_{30}$	$^1/_{50}$	$^1/_{60}$	$^1/_{80}$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$
		fache Konzentration u. enthält an gleichnam. Stoff (Mol)					
Bruzinhydrochlorid	$^1/_{500}$	$^1/_{15\,000}$ 0	$^1/_{25\,000}$?	$^1/_{30\,000}$ a_1	$^1/_{40\,000}$ a_2	$^1/_{50\,000}$ a_2	$^1/_{100\,000}$ a_3
	$^1/_{200}$	$^1/_{6000}$ 0	$^1/_{10\,000}$ a_1	$^1/_{12\,000}$ a_2			
Chininhydrochlorid	$^1/_{100}$	$^1/_{3000}$ 0	$^1/_{5000}$ a_1	$^1/_{6000}$ a_2	$^1/_{8000}$ a_2	$^1/_{10\,000}$ a_2	$^1/_{20\,000}$ a_3
	$^1/_{200}$	$^1/_{6000}$ 0	$^1/_{10\,000}$ a_1	$^1/_{12\,000}$ a_2	$^1/_{16\,000}$ a_2	$^1/_{20\,000}$ a_2	

Hier ist also ein 50fach größerer Gehalt der Kapillarflüssigkeit an Reizstoff als das Außenmedium schon ausreichend, um eine Schwellenreaktion zu erzielen.

Rekapitulierend möchte ich hier hervorheben, daß für die chemotaktische Reizwirkung aller in Betracht kommender Stoffe auf die Pteridophyten Spermatozoiden die eingangs erwähnte Gesetz-

mäßigkeit im Verhältnis zwischen der Reiz- und Reaktionsgröße ihre allgemeine Gültigkeit bewährt. Auf die Frage nach der Kausalität der hier eruierten Tatsache werde ich später nochmals zurückkommen [1]).

Die in diesem Kapitel angegebenen Werte der Unterschiedsschwelle werden, übersichtlichkeitshalber, in folgender Tabelle zusammengestellt.

Reizstoff	Die Spermatozoiden von		
	Equisetum	*Salvinia*	*Isoetes*
Malat- und andere Dikarbonsäure-Ionen .	40	50	400
OH-Ionen	—	—	400
Ca-, Sr- und andere Metallionen . . .	30	30	—
H-Ionen	30—40	30	—
Alkaloide	30	20	50

Kapitel 7. Die Vielheit der chemotaktischen Sensibilitäten und deren Beziehungen untereinander.

Die Frage, ob die chemotaktische Reaktion der Organismen für verschiedene Stoffe auf eine einzige Reizbarkeit zurückzuführen ist oder doch verschiedene separate Sensibilitäten anzunehmen sind, wurde zuerst von Rothert [2]) berührt. Da bei seinem *Amylobacter* die zwei chemotaktisch wirksamen Körper, Äther und Fleischextrakt, keine gegenseitige Abstumpfung der Reizbarkeit bewirken, so schloß er, daß man es hier mit zwei getrennten Sensibilitäten zu tun habe. Andererseits hat Pfeffer [3]) schon früher festgestellt, daß 0,05 % Maleinsäure im Außenmedium die positive Reaktion der Farnsamen-

1) Es sei hier darauf hingewiesen, daß neulich A. H. Blaauw eine abfällige kritische Bemerkung über die Anwendung des Weberschen Gesetzes auf die tropistische Krümmungsreaktion gemacht hat (Die Perzeption des Lichtes. Extr. d. Rec. d. trav. bot. néerlandaise Vol. V, 1909, S. 141).

2) W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, S. 383. Vergl. ferner hierzu Pfeffer, Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, 1888, S. 648—9.

3) W. Pfeffer, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. Bd. I, 1884, S. 399.

fäden gegen 0,04 % Apfelsäure verhindert. Es schien somit annehmbar zu sein, daß hierbei eine gemeinsame Reizbarkeit für zwei genannte Stoffe vorliegt. Leider vermißt man in beiden eben angegebenen Fällen die exakte quantitative Bestimmung über den Umfang der gegenseitigen Beeinflussung oder Nichtbeeinflussung zweier Reizstoffe, so daß die daraus gezogenen Schlüsse nicht ganz zwingend erscheinen. Ich habe dann in meinen Studien über die *Isoetes*-Samenfäden gezeigt, daß bei der Abstumpfung der Sensibilität gegen Äpfelsäure durch dieselbe sowie Fumar-, Bernstein- und d-Weinsäure überall dasselbe relative Maß der Unterschiedsschwelle festzustellen ist[1]). Daraus habe ich schon dort den Schluß gezogen, daß die Reizwirkung der Äpfelsäure und ihr nahe verwandten Dikarbonsäuren auf einem und demselben Reizvorgang beruht. Als ich später bei den *Salvinia*-Samenfäden die positive Chemotaxis gegen Ca- und Sr-Ionen und bei *Equisetum*-Spermatozoiden gegen diese und noch andere Metall-Ionen aufgedeckt habe, drängte sich mir die Frage auf, ob es sich hier nicht um besondere Reizbarkeiten als die durch Äpfelsäure handle. Die darauf gerichteten Untersuchungen über die gegenseitige Beeinflussung der Reizstoffe, unter der Berücksichtigung der relativen Reizwerte, erlaubten mir schon damals den Schluß zu ziehen, daß die Sensibilitäten der Samenfäden für die Äpfelsäure-Anionen und die für die Kationen auf verschiedenen, voneinander unabhängigen Perzeptionsvorgängen beruhen[2]). Aber die Sensibilitäten für die verschiedenen Kationen konnten nicht in dieser Weise voneinander unterschieden werden, weil die Kationen gegenseitig und zwar vielfach mit demselben Wert der Unterschiedsschwelle abstumpfend wirken. Kniep[3]) hat indes in seiner interessanten Arbeit gezeigt daß bei den von ihm untersuchten Bakterien eine gesonderte Sensibilität für jeden einfachen Reizstoff anzunehmen ist.

Die nachfolgende Darstellung bezweckt in erster Linie zu meinen obigen Behauptungen detaillierte experimentelle Belege zu beschaffen. Die inzwischen aufgedeckten Sensibilitäten für H-,

---

1) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 576.

2) K. Shibata. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XIX, 1905, S. 41 (*Salvinia*); ebenda S. 81 (*Equisetum*).

3) H. Kniep, Untersuchungen über die Chemotaxis von Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 265. Neulich hat auch Å. Åkerman dargetan, daß bei den *Marchantia*-Spermatozoiden getrennte Sensibilitäten für Proteinstoffe und Kaliumsalz(-Ionen) vorliegen (Zeitschr. f. Botanik, 2. Jahrg., 1910, S. 100).

OH- und Alkaloid-Ionen werden auch im Rahmen der Untersuchung aufgenommen, um die Beziehungen zwischen verschiedenen Reizbarkeiten möglichst allseitig zu erforschen und aufzuklären. Dieselbe Versuchsmethodik wie im vorigen Kapitel wurde überall angewandt. Es ist zu bemerken, daß bei topotaktisch reagierenden Spermatozoiden es gewöhnlich von keinem Nutzen ist, die als Außenmedium benutzten Stoffe auch der Kapillarflüssigkeit hinzufügen, wie man bald sehen wird. Doch habe ich es nicht unterlassen, von Zeit zu Zeit die Kontrollversuche in besagter Weise anzustellen.

A. Die Anionen der Apfelsäure und verwandten Dikarbonsäuren.

Es kommt zunächst darauf an, die Malat- und anderen chemotaktisch wirksamen Dikarbonsäure-Anionen auf ihre gegenseitige abstumpfende Wirkung zu prüfen. Die Versuche mit den *Salvinia*-Spermatozoiden ergaben folgende Resultate.

Die Außenflüssigkeit enthält an maleinsaurem Kalium (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit enthält an äpfelsaurem Natrium (Mol)						
$^1/_{100\,000}$	$^1/_{10\,000}$ (0)	$^2/_{10\,000}$ (0)	$^3/_{10\,000}$ (0)	$^4/_{10\,000}$ (a_1)	$^5/_{10\,000}$ (a_2)	$^6/_{10\,000}$ (a_3)	$^7/_{10\,000}$ (a_3)
$^1/_{10\,000}$	$^1/_{1000}$ (0)	$^2/_{1000}$ (0)	$^3/_{1000}$ (0)	$^4/_{1000}$ (a_1)	$^5/_{1000}$ (a_2)	$^6/_{1000}$ (a_3)	

Die Unterschiedsschwelle beträgt hier also 40, da der relative Reizwert dieser beiden Säure-Anionen, nach dem Schwellenwert bemessen, beinahe 1 : 1 ist. Daraus ist zu entnehmen, daß Maleinat-Ionen auf die Sensibilität der Samenfäden für Malat-Ionen in fast gleichem Maße abstumpfend wirken, wie die letzteren selbst.

Es wurde ferner festgestellt, daß Zitrakonsäure, gegen Apfelsäure und Maleinsäure geprüft, einen ebensogroßen Wert der Unterschiedsschwelle aufweist, wie in folgenden Tabellen dargestellt ist.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält an zitrakonsaurem Kalium (Mol)						
		$^1/_{10\,000}$	$^1/_{20\,000}$	$^1/_{30\,000}$	$^1/_{40\,000}$	$^1/_{50\,000}$	$^1/_{60\,000}$	$^1/_{70\,000}$
Äpfelsaures Natrium	$^1/_{100}$	0	0	0	?	a_1	a_2	a_3
		$^1/_{10\,000}$	$^1/_{20\,000}$	$^1/_{30\,000}$	$^1/_{40\,000}$	$^1/_{50\,000}$	$^1/_{60\,000}$	$^1/_{70\,000}$
Maleinsaures Kalium	$^1/_{1000}$	0	0	0	?	a_1	a_3	a_3

Die Außenflüssigkeit enthält an zitrakonsaurem Kalium (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit enthält an maleinsaurem Kalium (Mol)			
1/20 000	2/2000 (0)	3/2000 (0)	5/2000 (a_1)	7/2000 (a_3)
1/50 000	2/5000 (0)	3/5000 (0)	5/5000 (a_1)	7/5000 (a_3)

Diese zwei Versuchsreihen zeigen übereinstimmend, daß Zitrakonsäure gleich stark abstumpfend gegen Apfelsäure und Maleinsäure wirkt, wie die letzteren selbst, trotzdem die anlockende Wirkung der Zitrakonsäure (Methylmaleinsäure) nur etwa 1/30, bemessen nach dem Schwellenwert, der Äpfel- und Maleinsäure beträgt. Die geringfügige Abweichung in Molekularstruktur, d. h. Eintritt einer CH_3-Gruppe, läßt also hier zu, den ersten Akt der Chemoperzeption der *Salvinia*-Samenfäden noch in vollem Maße zu beeinflussen, obzwar die darauf folgende Reizkette irgendwie modifiziert wird und nur eine schwächere Reaktion zur Folge hat.

Im Gegensatz zu den eben angeführten maleinoiden Verbindungen wirken bei den *Salvinia*-Samenfäden die Trans-Dikarbonsäuren gar nicht abstumpfend gegen Apfelsäure; die Samenfäden reagieren nämlich ganz prompt auf 1/1000 Natriummalat-Lösung, als die Außenflüssigkeit einen der folgenden Stoffe enthielt: 1/100—1/1000 Mol-Kaliumtartrat, -Natriumfumarat und -Ammoniumsuccinat.

Eine weitere Versuchsreihe wurde bei den *Equisetum*-Samenfäden mit zwei für diese fast gleich stark anlockend wirkenden Stoffen, Äpfelsäure und Mesoweinsäure, ausgeführt.

Die Kapillarflüssigkeit enthält an Natriummesotartrat[1]) (Mol)	Die Außenflüssigkeit enthält an Natriummalat (Mol)				
	1/1000	1/2000	1/3000	1/4000	1/5000
1/100	0	0	0	a_1	a_2

Hier auch bewährt der bereits für Apfelsäure allein aufgefundene Wert der Unterschiedsschwelle, d. h. 40, seine Gültigkeit.

Das Vorhandensein von chemotaktisch unwirksamen Dikarbonsäuren im Außenmedium beeinträchtigt in keiner Weise die positive Reaktion der *Equisetum*-Samenfäden gegen Äpfelsäure- und Mesoweinsäure-Anionen. Es wurde z. B. festgestellt, daß 1/100 Mol-Fumarat-,

1) Die Reizwirkung der Na-Ionen wird hier in fast demselben Verhältnis durch die gleichnamigen im Außenmedium, wie wir schon sahen, abgestumpft.

Maleinat-, Mesakonat-, Zitrakonat- und Tartrat-Ionen gar nicht abstumpfend gegen $^1/_{100}$ Mol-Malat-Ionen wirken.

B. Metall- und H-Ionen.

Es wurden zunächst bei den *Salvinia*-Samenfäden verschiedene Metall-Ionen auf ihre gegenseitige Abstumpfung untersucht.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)				
		$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$	$^1/_{3000}$	$^1/_{4000}$	$SrCl_2$
$Ca(NO_3)_2$	$^1/_{100}$	0	?—a_1	a_2	a_3	
		$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{300}$	$^1/_{400}$	
	$^1/_{10}$	0	0	a_1	a_2	
		$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$	$^1/_{3000}$	$^1/_{4000}$	$Ca(NO_3)_2$
$SrCl_2$	$^1/_{100}$	0	0	a_1	a_3	
		$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	$^1/_{300}$	$^1/_{400}$	
	$^1/_{10}$	0	0	?	a_1—a_2	

Hieraus ersieht man, daß Ca- und Sr-Ionen gegeneinander fast gleich stark abstumpfend wirken und die Unterschiedsschwelle immer durch 30fache absolute Konzentrationssteigerung erreicht wird, ungeachtet der bedeutenden Differenz in der relativen Stärke der Reizwirkung, welche, bemessen nach Schwellenwerten, sich wie Ca : Sr = 5 : 1 verhält. Hier liegt also ein analoges Sachverhältnis vor, wie das gleich oben bei Maleinsäure und Zitrakonsäure gesehene. Die dort gegebene Erklärung muß auch bei diesen beiden homologen Elementen, Ca und Sr, gültig sein.

Eine dem oben Gesagten entsprechende Beobachtung habe ich auch bei den *Equisetum*-Spermatozoiden gemacht.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)				Relative Reizwerte[1])
		$^1/_{5000}$	$^1/_{3000}$	$^1/_{1000}$	$SrCl_2$	Ca : Sr = 2 : 1
$CaCl_2$	$^1/_{100}$	a_3	a_1	0		
		$^1/_{3000}$	$^1/_{1000}$	$^1/_{500}$	$Ba(NO_3)_2$	Ca : Ba = 10 : 1
	$^1/_{100}$	a_3	a_1	0		
		$^1/_{5000}$	$^1/_{3000}$	$^1/_{1000}$	$CaCl_2$	
$Sr(NO_3)_2$	$^1/_{100}$	a_3	a_1—?	0		
		$^1/_{3000}$	$^1/_{1000}$	$^1/_{500}$	$Ba(NO_3)_2$	Sr : Ba = 5 : 1
	$^1/_{100}$	a_3	a_1—?	0		

1) Bemessen nach den Reizschwellenwerten. Nach diesen Verhältniszahlen gerechnet, ist z. B. $^1/_{100}$ Mol-$SrCl_2$-Lösung mit $^1/_{200}$ Mol-$CaCl_2$-Lösung gleichwertig.

Das zur gegenseitigen Unterschiedempfindung nötige Konzentrationsverhältnis zwischen Ca- und Sr-Ionen beträgt also immer noch 1 : 30, obgleich die ersteren doppelt so stark reizend wie die letzteren wirken. Nur Ba-Ionen wirken ihrer schwächeren Reizwirkung gemäß minder stark abstumpfend gegen Ca- und Sr-Ionen.

Die Metallionen, die den verschiedenen natürlichen (periodischen) Gruppen angehören, wirken auch gegeneinander abstumpfend; dennoch kann man hierbei den konstanten Wert der Unterschiedsschwelle erst mit Bezugnahme auf die relativen Größen der chemotaktischen Reizwerte auffinden. Diese umgerechneten Werte der Unterschiedsschwelle wollen wir nunmehr als die „relative Unterschiedsschwelle" bezeichnen. Die folgende Zusammenstellung der Versuche mit den *Equisetum*-Samenfäden illustriert das Ebengesagte.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)						Relative Reizwerte
		$^1/_{100}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$	$^1/_{2500}$		$MgCl_2$	Ca : Mg = 10 : 1
$Ca(NO_3)_2$	$^1/_{100}$	0	a_2	a_3	a_3			
		$^1/_{1000}$	$^1/_{5000}$	$^1/_{10000}$	$^1/_{25000}$		$Ca(NO_3)_2$	
$MgCl_2$	$^1/_{100}$	0	0	0	? — a_1			
		$^1/_{20}$	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$			LiCl	Ca : Li = 100 : 1
$Ca(NO_3)_2$	$^1/_{100}$	0	$a_1 - a_2$	a_3				
		$^1/_{100}$	$^1/_{1000}$				$Ca(NO_3)_2$	
LiCl	$^1/_{10}$	0	0					
		$^1/_{20}$	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$	$^1/_{300}$		NaCl	Ca : Na = 200 : 1
$Ca(NO_3)_2$	$^1/_{100}$	? — a_1	a_2	a_3	a_3			
		$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$	$^1/_{5000}$	$^1/_{10000}$		$MgCl_2$	Mg : Li = 10 : 1
LiCl	$^1/_{10}$	0	0	$a_1 - a_2$	a_2			
		$^1/_{100}$	$^1/_{500}$	$^1/_{1000}$			LiCl	
$MgCl_2$	$^1/_{100}$	0	a_1	a_2				
		$^1/_{20}$	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$	$^1/_{300}$	$^1/_{500}$	NaCl	Li : Na = 2 : 1
LiCl	$^1/_{10}$	0	0	0	$a_1 - a_2$	a_2		

Diese Ergebnisse lassen klar erkennen, daß verschiedene chemotaktisch wirksame Kationen gegeneinander nach Maßgabe der relativen Größe der Reizwirkung abstumpfend wirken, wobei nach entsprechender Umrechnung überall die relative Unterschiedsschwelle 30—50 festzustellen ist.

Dasselbe gilt auch für die gegenseitige Beziehung zwischen Metall-Ionen und H-Ionen. Die Experimente mit den *Equisetum*-Samenfäden ergaben folgendes.

Die Kapillarflüssigkeit enthält[1]) (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)			Relative Reizwerte
		1/500	1/2000	HNO_3	Ca : H = 20 : 1
$Ca(NO_3)_2$	1/500	0	0		
		1/1000	1/5000	H_2SO_4	Mg : H_2 = 1 : 1
$MgCl_2$	1/100	0	a_1		
		1/1000	1/5000	H_2SO_4	
$MgCl_2$	1/50	0	$a_2 - a_3$		
		1/500	1/5000	$MgCl_2$	
H_2SO_4	1/500	0	?		
COOH		1/500	1/5000	$MgCl_2$	
COOH	1/200	0	?		
		1/500	1/5000	$MgCl_2$	Mg : H = 2 : 1
HCl	1/100	0	0		
		1/1000	1/5000	H_2SO_4	
LiCl	1/10	0	a_1		
		1/500		LiCl	H_2 : Li = 10 : 1
H_2SO_4	1/500	0			
COOH		1/500		LiCl	
COOH	1/200	0			
		1/500		LiCl	H : Li = 5 : 1
HNO_3	1/200	0			

Eine weitere Versuchsreihe mit den *Salvinia*-Samenfäden wird hier angeführt.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)				Relative Reizwerte
		1/1000	1/3000	1/5000	HCl	Ca : H = 1 : 1
$Ca(NO_3)_2$	1/100	0	a_1	a_2		
		1/5000	1/15 000	1/25 000	HCl	
$Ca(NO_3)_2$	1/500	0	?—a_1	a_2		

Daraus ist ersichtlich, daß die relative Unterschiedsschwelle zwischen H-Ionen und Metallionen etwa 50 bei den *Equisetum*-Samenfäden und 30 bei den *Salvinia*-Spermatozoiden beträgt.

1) In dieser Versuchsreihe wurde in der Kapillarflüssigkeit jedesmal derselbe Stoff wie das Außenmedium in gleicher Konzentration hinzugefügt, um die Repulsivwirkung der H-Ionen auszugleichen.

Beiläufig sei bemerkt, daß die Sensibilität der Samenfäden für Metall- und H-Ionen durch chemotaktisch unwirksame Kationen in keinem Verhältnis abgestumpft wird[1]).

C. Die Alkaloide.

Die verschiedenen chemotaktisch wirksamen Alkaloidsalze wurden auf ihre gegenseitige Abstumpfung auf die Sensibilität der *Equisetum*-Samenfäden untersucht.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)	Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)				Relative Reizwerte
	1/100	1/300	1/500	Atropinsulfat	Chinin[2]) : Atropin
Chininhydrochlorid 1/20	?	a_2	a_3		= 5 : 1
	1/100	1/500		Kokainhydrochlorid	Chinin : Kokain
Chininhydrochlorid 1/20	0—?	a_3			= 5 : 1
	1/2000	1/3000	1/4000	Chininhydrochlorid	Koniin : Chinin
Koniinhydrochlorid 1/10	0	a_1	a_2		= 1 : 10
	1/100	1/300	1/500	Atropinsulfat	Kokain : Atropin
Kokainhydrochlorid 1/10	0	a_1	a_2		= 1 : 1
	1/2000	1/3000	1/4000	Chininhydrochlorid	Skopolamin : Chinin
Skopolaminsulfat 1/10	0	a_1	a_2		= 1 : 10
	1/100	1/300	1/500	Atropinsulfat	Strychnin : Atropin
Strychninnitrat 1/20	0	a_1	a_3		= 5 : 2
	1/100	1/300	1/500	Kokainhydrochlorid	Strychnin : Kokain
Strychninnitrat 1/20	0	a_1	a_3		= 5 : 2
	1/100	1/300	1/500	Atropinsulfat	Morphin : Atropin
Morphinhydrochlorid 1/10	0	?	a_2		= 1 : 1
	1/1000	1/1500	1/2000	Chininhydrochlorid	Ephedrin : Chinin
Ephedrinhydrochlorid 1/10	0—?	a_1—a_2	a_2		= 1 : 5
	1/1000	1/1500	1/2000	Chininhydrochlorid	Emetin : Chinin
Emetinhydrochlorid 1/20	0	a_1	a_2		= 1 : 2
	1/2000	1/3000	1/4000	Chininhydrochlorid	Yohimbin : Chinin
Yohimbinhydrochlorid 1/50	0	a_1	a_2		= 1 : 2

Einige diesbezügliche Versuche mit den *Salvinia*- und *Isoetes*-Samenfäden werden in folgender Tabelle zusammengestellt.

1) Über die Wirkung der stark konzentrierten Lösungen vergl. man den II. Teil.

2) Der Kürze halber sind diese Bezeichnungen immer für die betreffenden Alkaloidsalze gebraucht.

Spermatozoiden	Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)				Relative Reizwerte
Salvinia			1/4000	1/6000	1/8000	Chininhydrochlorid	Atropin : Chinin
	Atropinsulfat	1/20	?	a_1	a_2		= 1 : 10
			1/500	1/1000	1/2000	Bruzinhydrochlorid	Chinin : Bruzin
	Chininhydrochlorid	1/200	0	a_1	a_2		= 5 : 1
Isoetes			1/6000	1/10000	1/12000	Bruzinhydrochlorid	Chinin : Bruzin
	Chininhydrochlorid	1/200	0	a_1	a_2		= 1 : 1
			1/6000	1/8000	1/10000	Chininhydrochlorid	
	Bruzinhydrochlorid	1/200	0	a_1	a_2		
			1/20	1/50	1/100	Morphinhydrochlorid	Chinin : Morphin
	Chininhydrochlorid	1/50	?	a_2	a_2—a_3		= 100 : 1
	"	1/100	0	a_1	a_2		
	"	1/200	0	0	a_1		
	"	1/1000	0	0	0		
	Bruzinhydrochlorid	1/50	?	a_2	a_3		Bruzin : Morphin
	"	1/100	0	a_1	a_3		= 100 : 1
	"	1/200	0	?	a_2		

Die oben angeführten Versuchsreihen zeigen sehr deutlich, daß jedes beliebige chemotaktisch wirksame Alkaloid die Sensibilität der Samenfäden für ein anderes Alkaloid abstumpft und die dabei sich ergebenden Werte der relativen Unterschiedsschwelle etwa 30 bei *Equisetum*-, 20 bei *Salvinia*- und 50 bei *Isoetes*-Samenfäden betragen, was wohl mit den schon im vorigen Kapitel angegebenen Resultaten übereinstimmt.

Die chemotaktisch wirksamen Amine wirken auch gegen Alkaloide abstumpfend und vice versa, wie es die folgenden Versuchsreihen mit den *Equisetum*-Samenfäden zeigen.

Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)				Relative Reizwerte
Äthylaminhydrochlorid		1/3000	1/4000	1/6000	Chininhydrochlorid	Äthylamin : Chinin
	1/5	0	a_1	a_2		= 1 : 50
Allylaminhydrochlorid		1/2000	1/3000	1/4000	Chininhydrochlorid	Allylamin : Chinin
	1/10	0	a_1	a_2		= 1 : 20
Tetramethylendiamin-		1/1000	1/1500	1/2000	Chininhydrochlorid	Tetramethylendia-
hydrochlorid	1/10	0	a_1	a_2		min : Chinin = 1 : 10
		1/100			Trimethylendiamin-	Chinin : Trimethyl.-
Chininhydrochlorid	1/100	0			hydrochlorid	diamin = 10 : 1
"	1/50	a_1				
"	1/20	a_2—a_3				

Hierbei beträgt aber die relative Unterschiedsschwelle etwa 15. Es ist beiläufig zu bemerken, daß die nicht anlockend wirkenden Alkaloide und Stickstoffbasen keine solche abstumpfende Wirkung auf die Sensibilität der Samenfäden ausüben, so daß z. B. $^1/_{50}$ Mol Physostigminsulfat, Pilokarpinhydrochlorid, Propylaminhydrochlorid, $^1/_{10}$ Mol Pyridin usw. als Aufenthaltflüssigkeit der *Isoetes*-Samenfäden benutzt, die positive Reaktion der letzteren gegen $^1/_{1000}$ Mol Chininhydrochlorid, Bruzinhydrochlorid usw. nicht hemmen.

D. Äpfelsäure-Anionen gegen verschiedene Kationen und Alkaloide.

Der schon oben ausgesprochene Satz, daß die Reizbarkeit der Samenfäden durch Äpfelsäure- (und verwandte Dikarbonsäure-) Anionen auf einem ganz anderen Vorgang als die durch Kationen und Alkaloide erzeugte beruht, ergibt sich zunächst daraus, daß die beiden Kategorien angehörenden Stoffe, d. h. die genannten Anionen und Kationen, gegeneinander keine Abstumpfung der Sensibilität bedingen, wie aus folgender Versuchsreihe mit den *Salvinia*-Samenfäden deutlich hervorgeht.

Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)		Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)	Relative Reizwerte
Natriummalat	$^1/_{1000}$	$^1/_{10}$ $CaCl_2$ (neben $^1/_{1000}$ Natriummalat) a_3[1]	Malat : Ca =
„	$^1/_{1000}$	$^1/_{100}$ „ („ $^1/_{1000}$ „) a_3	10 : 1
„	$^1/_{1000}$	$^1/_{10}$ $SrCl_2$ („ $^1/_{1000}$ „) a_3	Malat : Sr =
„	$^1/_{1000}$	$^1/_{100}$ „ („ $^1/_{1000}$ „) a_2	50 : 1
$Ca(NO_3)_2$	$^1/_{100}$[2])	$^1/_{1000}$ Natriummalat a_3	
$SrCl_2$	$^1/_{100}$	$^1/_{1000}$ „ a_3	

Hieraus ist ersichtlich, daß die sich in der Malatlösung befindlichen Samenfäden noch ganz prompt auf die Reizwirkung der Ca- oder Sr-haltigen Kapillarflüssigkeit reagieren, und vice versa. Das ist nur durch die Annahme erklärlich, daß die Reize von Malat- und Metallionen voneinander ganz unabhängig perzipiert werden, sonst müssen sie, wie wir bereits anderswo sahen, gegeneinander mit bestimmten relativen Unterschiedsschwellen abstumpfend wirken. Es sei ferner darauf hinzuweisen, daß hierbei die der diffusen

1) Die nebenbei auftretende Repulsivwirkung ist hier nicht berücksichtigt.

2) Diese Lösung, als Außenmedium angewandt, hemmt die Bewegungstätigkeit der Spermatozoiden nicht so stark wie in der Kapillare.

Reizwirkung der $^1/_{1000}$ Mol-Malatlösung ausgesetzten Samenfäden ganz gut den einseitigen topotaktischen Reiz der Ca- oder Sr-salzhaltigen Kapillarflüssigkeit perzipieren, die den gleichen oder sogar weitaus geringeren Reizwert wie das Außenmedium besitzt. Die vermeintliche Kompensation[1]) der anziehenden Wirkung der Außen- und Kapillarflüssigkeit besteht also bei der topotaktischen Reaktion in Wirklichkeit nicht. Daher ist es hierbei, wie schon gesagt, nicht unbedingt nötig, der Kapillarflüssigkeit denselben Stoff wie das Außenmedium hinzuzufügen.

Die dem obigen entsprechenden Versuche wurden mit den *Equisetum*-Samenfäden unter Benutzung der Malate und der verschiedenen chemotaktisch wirksamen Kationen ausgeführt. Es ergaben folgende Resultate.

Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)		Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)			Relative Reizwerte
Ammoniummalat	$^1/_{100}$	$^1/_{100}$	$CaCl_2$	a_3	Malat : Ca
		$^1/_{100}$	$Ca(NO_3)_2$	a_3	= 1 : 1
		$^1/_{200}$	„	a_3	
		$^1/_{500}$	„	a_2[2])	
		$^1/_{1000}$	„	a_2	
Natriummalat	$^1/_{500}$	$^1/_{100}$	„	a_3	
		$^1/_{500}$	„	a_3	
		$^1/_{1000}$	„	a_2	
$CaCl_2$	$^1/_{100}$	$^1/_{100}$	Natriummalat	a_3	
$Ca(NO_3)_2$	$^1/_{100}$	$^1/_{200}$	„	a_3	
„	$^1/_{100}$	$^1/_{500}$	„	a_3	
„	$^1/_{100}$	$^1/_{1000}$	„	a_3	
Ammoniummalat	$^1/_{100}$	$^1/_{10}$	LiCl (neben $^1/_{100}$ Ammoniummalat)	a_2	Malat : Li
„	$^1/_{100}$	$^1/_{100}$	$MgCl_2$ („ $^1/_{100}$ „)	a_2	= 100 : 1
$MgCl_2$	$^1/_{500}$	$^1/_{100}$	Natriummalat	a_3	Malat : Mg
„	$^1/_{500}$	$^1/_{200}$	„	a_3	= 10 : 1
NaCl	$^1/_{20}$	$^1/_{100}$	„	a_3	Malat : Na
„	$^1/_{50}$	$^1/_{100}$	„	a_3	= 200 : 1

1) W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, S. 387. Eine solche Kompensation ist aber wohl bei der positiven Phobotaxis möglich. Vergl. hierzu auch H. Kniep, Untersuchungen über die Chemotaxis der Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 230.

2) Die positive Topotaxis ist ganz sicher zu beobachten, aber wegen der am Kapillarmund stattfindenden positiven Phobotaxis gegen die Außenlösung (Malat) unterbleibt bisweilen die dauernde Ansammlung.

Hieraus muß man schließen, daß auch bei den *Equisetum*-Samenfäden die positive Reaktion gegen Malat-Ionen auf einem ganz anderen Reizvorgang als die gegen Metall-Ionen beruht. Dasselbe gilt auch der Beziehung zwischen den Reizbarkeiten durch Malat- und H-Ionen, wie aus nachfolgenden Resultaten ersichtlich ist.

Spermatozoiden von	Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)	Relative Reizwerte
Equisetum	Natriummalat $^1/_{2000}$	$^1/_{100}$ HCl a_2	Malat : H = 20 : 1
	„ $^1/_{2000}$	$^1/_{500}$ „ a_1	
	„ $^1/_{5000}$	$^1/_{100}$ HNO_3 a_3	
	„ $^1/_{5000}$	$^1/_{200}$ „ a_2	
	„ $^1/_{5000}$	$^1/_{500}$ „ a_1	
	H_2SO_4 $^1/_{1000}$	$^1/_{100}$ Natriummalat (neben $^1/_{1000}$ H_2SO_4) a_3	
	„ $^1/_{5000}$	$^1/_{100}$ „ („ $^1/_{1000}$ „) a_3	
Salvinia	Natriummalat $^1/_{500}$	$^1/_{200}$ HCl a_2	Malat : H = 15 : 1
	„ $^1/_{500}$	$^1/_{400}$ COOH a_2	
		COOH	
	HCl $^1/_{500}$	$^1/_{100}$ Natriummalat a_3	
	„ $^1/_{1000}$	$^1/_{100}$ „ a_3	

Es erübrigt noch zu zeigen, daß die Reizbarkeit der Samenfäden durch Malat-Ionen auch von den durch Alkaloide hervorgerufenen, ganz unabhängig ist. Die experimentellen Belege dazu sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Spermatozoiden von	Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)	Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)	Relative Reizwerte
Equisetum	Ammoniummalat $^1/_{100}$	$^1/_{20}$ Chininhydrochlorid a_3	Malat : Chinin = 10 : 1
	„ $^1/_{100}$	$^1/_{10}$ Kokainhydrochlorid a_3	Malat : Kokain = 50 : 1
	„ $^1/_{100}$	$^1/_{20}$ Strychninnitrat a_3	Mal. : Strychn. = 20 : 1
	„ $^1/_{100}$	$^1/_{10}$ Atropinsulfat a_3	Mal. : Atropin = 50 : 1
Salvinia	Natriummalat $^1/_{100}$	$^1/_{100}$ Chininhydrochlorid a_3	Malat : Chinin = 15 : 1
	„ $^1/_{500}$	$^1/_{100}$ „ a_3	
	Bruzinhydrochlorid $^1/_{500}$	$^1/_{1000}$ Natriummalat a_3	Mal. : Bruzin = 100 : 1
	„ $^1/_{500}$	$^1/_{5000}$ „ a_2	
	Chininhydrochlorid $^1/_{1000}$	$^1/_{5000}$ „ a_2	Malat : Chinin = 10 : 1
Isoetes	Chininhydrochlorid $^1/_{1000}$	$^1/_{1000}$ „ a_3	Malat : Chinin = 20 : 1
	„ $^1/_{1000}$	$^1/_{5000}$ „ a_2	
	Bruzinhydrochlorid $^1/_{500}$	$^1/_{1000}$ „ a_3	Malat : Bruzin = 20 : 1
	„ $^1/_{500}$	$^1/_{5000}$ „ a_2	

Die obigen Versuche zeigen u. a. wiederum ganz klar, daß die schon von Malat-Ionen diffus gereizten Spermatozoiden noch ganz prompt auf die einseitige Reizung durch die weit schwächer wirkenden Alkaloid-Lösungen reagieren.

E. Metall- und H-Ionen gegen Alkaloide.

Es ist sehr interessant zn bemerken, daß die chemotaktische Reizbarkeit der Samenfäden durch die Kationen (d. h. Metall- und H-Ionen) durch Alkaloide abgestumpft wird und vice versa, so daß die Stoffe beider Kategorien einen gewissermaßen gemeinsamen Reizvorgang auslösen. Der Beweis dafür wird zunächst durch folgende Experimente mit den *Equisetum*-Samenfäden geliefert.

Die Außenflüssigkeit enthält		Die Kapillarflüssigkeit enthält		Relative Reizwerte
Kokainhydrochlorid	1/50	1/1000 CaCl	0	Ca : Kokain = 50 : 1
$CaCl_2$	1/1000	1/10 Morphinhydrochlorid	0	Ca : Morphin = 50 : 1
Morphinhydrochlorid	1/50	1/1000 $CaCl_2$	0	
$MgCl_2$	1/500	1/50 Atropinsulfat (neben 1/500 $MgCl_2$)	0	Mg : Atropin = 5 : 1
„	1/500	1/50 Morphinhydrochl. (neb. 1/500 $MgCl_2$)	0	Mg : Morphin = 5 : 1
Strychninnitrat	1/200	1/100 HCl	0	Strychnin : H = 1 : 1
„	1/200	1/200 „	0	
„	1/200	1/500 „	0	

In welcher Weise hierbei sich die quantitativen Verhältnisse der gegenseitigen Abstumpfung gestalten, habe ich nicht näher untersucht. Einige orientierende Versuche ergaben aber außerordentlich kleine Werte der relativen Unterschiedsschwellen. Die Frage findet aber eine bestimmtere Beantwortung in nachfolgenden Versuchen mit den *Salvinia*-Samenfäden.

Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)		Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Relative Reizwerte
$CaCl_2$	1/2000	1/100 Chininhydrochlorid	0	Ca : Chinin = 1 : 1
„	1/2000	1/50 „	a_1	
„	1/2000	1/20 „	a_2—a_3	
„	1/1000	1/100 „	0	
„	1/1000	1/50 „	0—?	

Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)		Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)			Relative Reizwerte
$CaCl_2$	$^1/_{1000}$	$^1/_{20}$	Chininhydrochlorid	a_2—a_3	Ca : Chinin = 1 : 1
"	$^1/_{500}$	$^1/_{100}$	"	0	
"	$^1/_{500}$	$^1/_{50}$	"	0	
"	$^1/_{500}$	$^1/_{20}$	"	0	
$SrCl_2$	$^1/_{2000}$	$^1/_{100}$	Chininhydrochlorid	a_3	Sr : Chinin = 1 : 5
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{50}$	"	a_3	
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{20}$	"	a_3	
"	$^1/_{1000}$	$^1/_{100}$	"	a_2	
"	$^1/_{1000}$	$^1/_{50}$	"	a_3	
"	$^1/_{1000}$	$^1/_{20}$	"	a_3	
"	$^1/_{500}$	$^1/_{100}$	"	0	
"	$^1/_{500}$	$^1/_{50}$	"	a_2	
"	$^1/_{500}$	$^1/_{20}$	"	a_3	
"	$^1/_{200}$	$^1/_{100}$	"	0	
"	$^1/_{200}$	$^1/_{50}$	"	0	
"	$^1/_{200}$	$^1/_{20}$	"	a_2	
"	$^1/_{100}$	$^1/_{100}$	"	0	
"	$^1/_{100}$	$^1/_{50}$	"	0	
"	$^1/_{100}$	$^1/_{20}$	"	0	
"	$^1/_{600}$	$^1/_{100}$	"	a_1	
"	$^1/_{800}$	$^1/_{50}$	"	a_1	
"	$^1/_{120}$	$^1/_{20}$	"	a_1	
HCl	$^1/_{5000}$	$^1/_{100}$	Chininhydrochlorid	a_2	Chinin : H = 1 : 1
"	$^1/_{5000}$	$^1/_{500}$	"	0	
"	$^1/_{3000}$	$^1/_{100}$	"	?	
"	$^1/_{1000}$	$^1/_{100}$	"	0	

Aus obigem geht ganz klar hervor, daß hierbei die relative Unterschiedsschwelle zwischen Metall-Kationen und Alkaloiden 30 beträgt.

F. OH-Ionen gegen Malat-Ionen und Alkaloide.

Die *Isoetes*-Samenfäden weisen, wie oben angegeben, eine wohl ausgebildete Reaktionsfähigkeit gegen die OH-Ionen auf. Es fragt sich nun, ob man es hierbei mit einer besonderen, von anderen unabhängigen Sensibilität zu tun hat oder nicht. Diesbezügliche Experimente sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)		Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Relative Reizwerte
Natriummalat	$^1/_{10000}$	$^1/_{2000}$ NaOH (neben $^1/_{10000}$ Natriummalat)	a_3	Malat : OH = 2 : 1
"	$^1/_{5000}$	$^1/_{2000}$ " (" $^1/_{5000}$ ")	a_3	
"	$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$ " (" $^1/_{1000}$ ")	a_3	
NaOH	$^1/_{10000}$	$^1/_{10000}$ Natriummalat	a_2	
"	$^1/_{10000}$	$^1/_{5000}$ "	a_2	
"	$^1/_{10000}$	$^1/_{1000}$ "	a_3	
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{10000}$ Natriummalat (neben $^1/_{2000}$ NaOH)	a_2	
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{5000}$ " (" $^1/_{2000}$ ")	a_2	
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{1000}$ " (" $^1/_{1000}$ ")	a_3	

Die obigen Versuche zeigen, daß Malat- und OH-Ionen keine gegenseitige Abstumpfung der Sensibilität der Samenfäden bedingen. Daraus muß man schließen, daß diese beiden Anionen differente, voneinander unabhängige Reizvorgänge auslösen. Dasselbe gilt freilich für die Beziehung zwischen der Reizwirkung der OH-Ionen und der chemotaktisch wirksamen Alkaloide.

Die Außenflüssigkeit enthält (Mol)		Die Kapillarflüssigkeit enthält (Mol)		Relative Reizwerte
NaOH	$^1/_{2000}$	$^1/_{500}$ Atropinsulfat (neben $^1/_{2000}$ NaOH)	a_2	OH : Atropin
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{200}$ " (" $^1/_{2000}$ ")	a_2—a_3	= 20 : 1
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{1000}$ Bruzinhydrochlorid (neb. $^1/_{2000}$ NaOH)	a_2	OH : Bruzin
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{200}$ " (" $^1/_{2000}$ ")	a_3	= 10 : 1
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{1000}$ Chininhydrochlorid (" $^1/_{2000}$ ")	a_2	OH : Chinin
"	$^1/_{2000}$	$^1/_{200}$ " (" $^1/_{2000}$ ")	a_3	= 10 : 1
Atropinsulfat	$^1/_{200}$	$^1/_{2000}$ NaOH (neben $^1/_{200}$ Atropinsulfat)	a_2	
Chininhydrochlorid	$^1/_{1000}$	$^1/_{2000}$ " (neb. $^1/_{1000}$ Chininhydrochlorid)	a_2	

Hieraus ist ersichtlich, daß die in einer $^1/_{2000}$ Mol-NaOH-Lösung befindlichen Samenfäden ganz gut auf den einseitigen Reiz der Kapillarflüssigkeiten reagieren, welche einen gleichen oder sogar weit geringeren Reizwert wie die Außenlösung besitzen.

Faßt man die in diesem Kapitel angeführten Versuchsresultate zusammen, so ist vor allem klar, daß man bei den Pteridophyten-Samenfäden wenigstens 3 Kategorien von chemotaktischen Sensibilitäten unterscheiden muß, nämlich:

1. Die Sensibilitäten für die Anionen der Äpfelsäure und der verwandten chemotaktisch wirksamen Dikarbonsäuren.

2. Diejenige für OH-Ionen (nur bei *Isoetes*).

3. Diejenigen für die Kationen (Metall- und H-Ionen) und Alkaloide.

Die chemotaktischen Sensibilitäten der obigen drei Kategorien sind voneinander gänzlich unabhängig, wie der Mangel der gegenseitigen Beeinflussung kundgibt. Innerhalb jeder Kategorie weisen aber die Sensibilitäten der Samenfäden mehr oder minder gemeinsame Züge auf. Wenn nun ein Stoff (a) gegen einen anderen (b), ungeachtet der Differenz in den relativen Reizwerten, ebenso stark wie der gleichnamige (b) abstumpfend wirkt, so kann man mit größter Wahrscheinlichkeit schließen, daß die Reizwirkung dieser beiden Stoffe bereits im allerersten Vorgang der Chemoperzeption koinzidiert. Das ist in der Tat der Fall, wie wir schon sahen, bei der abstumpfenden Wirkung der Zitrakonsäure gegen Maleinsäure (*Salvinia*) und die der Sr-Ionen gegen Ca-Ionen (*Salvinia* und *Equisetum*). In den meisten übrigen Fällen konnten die konstanten Werte der Unterschiedsschwelle zwischen zwei beliebigen Reizstoffen, die natürlich innerhalb einer und derselben Kategorie liegen müssen, erst durch Bezugnahme auf die relative Größe der chemotaktischen Reizwerte aufgestellt werden; oder in anderen Worten: der Grad der abstumpfenden Wirkung geht mit der Stärke der anlockenden Wirkung Hand in Hand. Die hierbei sich ergebenden Werte der „relativen“ Unterschiedsschwelle stimmen aber gewöhnlich mit denen, welche die Versuche mit einer und derselben Reizstofflösung als Außen- und Kapillarflüssigkeit ergeben, beinahe überein. Unter Umständen fallen jedoch jene Werte sehr verschieden von diesen aus (wie z. B. bei den Versuchen mit Metallionen gegen Alkaloide bei *Equisetum*). Besonders in diesen zuletzt angeführten Fällen konnte freilich der Schluß auf die Identität der Sensibilitäten nicht mehr zwingend sein. Dennoch, glaube ich, kann man mit gewissem Recht betonen, daß im allgemeinen die Reizvorgänge, die durch zwei beliebige, einer und derselben der oben angestellten Kategorien angehörende Stoffe ausgelöst werden, miteinander, wenn auch nicht im allerersten Perzeptionsakt, doch schon in den darauf unmittelbar folgenden Gliedern der Reizkette zusammenfallen, so daß die Interferenz der Reizprozesse beider Stoffe die gegenseitige Abstumpfung zur Folge haben muß. Oder in anderen Worten: die chemisch verwandten oder die in chemischen Wirkungen nahe stehenden

Körper lösen, wenn auch nicht immer genau dieselben, doch beinahe gleichartigen Reizvorgänge aus. Eine total gesonderte Sensibilität für jeden einfachen Reizstoff, was nach Kniep[1]) den von ihm untersuchten Bakterien zukommen soll, konnte hier nicht nachgewiesen werden.

1) Hans Kniep, Unters. üb. d. Chemotaxis von Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 265.

Zur Kenntnis des anaeroben Wachstums höherer Pflanzen.

Von

Ernst Lehmann.

Vor kurzer Zeit hat Nabokich die Ergebnisse seiner über eine Reihe von Jahren sich erstreckenden Versuchsserien über temporäre Anaerobiose zusammengefaßt und in einer umfangreichen Arbeit (1909) dargelegt, nachdem er schon früher in zahlreichen, teils deutschen, teils russischen Mitteilungen über dieselben berichtet hatte. Ich habe über die zusammenfassende Arbeit in Zeitschrift für Botanik (1909, 1, S. 731) referiert und daselbst auch darauf hingewiesen, daß ich meine, hauptsächlich die Versuche Nabokichs und des von diesem angegriffenen Wieler nachprüfenden Untersuchungen in Bälde darlegen wollte. Ich möchte dies nun hiermit tun.

Fassen wir zuerst in kurzen Worten die sich gegenüberstehenden Ansichten der beiden Autoren zusammen. Wieler war auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Ergebnis gekommen, daß zum Wachstum aller höheren Pflanzen Spuren von Sauerstoff unbedingt nötig wären, Nabokich im Gegenteil vertritt die Ansicht, daß die durch intramolekulare Atmung gelieferte Energie genüge, um den höheren Pflanzen ganz allgemein ein zeitweises Leben ohne Sauerstoff zu ermöglichen.

Die Untersuchungen Wielers liegen schon eine längere Reihe von Jahren zurück. Er hatte als erster versucht, in exakter Weise festzustellen, inwieweit die Pflanzen den Sauerstoff zum Wachstum unbedingt benötigen. Was an früheren Arbeiten über dieses Gebiet vorlag, war im allgemeinen nicht geeignet, einer kritischen Betrachtung standzuhalten. Man findet die betreffende Literatur sowohl bei Wieler als bei Nabokich als auch bei Pfeffer

(1904, 2, S. 131) zusammengestellt, so daß ich nicht für nötig halte, auf dieselbe hier im Zusammenhange wieder einzugehen. Ich wende mich vielmehr gleich zur Darstellung der Untersuchungsmethoden beider Forscher, da begreiflicherweise auf diese der Hauptnachdruck zu legen sein wird.

Wieler brachte seine Versuchsobjekte (*Helianthus annuus*, *Vicia Faba*, *Lupinus luteus*, *Brassica napus*, *Cucurbita Pepo* usw.) in Schalen mit Sägespänen unter eine tubulierte Glasglocke, deren mattgeschliffener Rand mittels Pumpenfett auf eine ebenfalls mattgeschliffene Glasplatte luftdicht aufgesetzt wurde. Der so hergestellte Verschluß wurde durch Einsetzen in eine Schale mit Wasser noch versichert. In dem Tubus befand sich ein doppelt durchbohrter Kautschukpfropfen, welcher von zwei knieförmig gebogenen Glasröhren durchsetzt war. Die eine dieser Röhren führte zu einem nach dem Apparat hin durch eine Wasserschicht abgesperrten Quecksilbermanometer, während die andere einmal über einen Dreiweghahn zu einem Wasserstoffapparat führte, zweitens aber die Verbindung mit der Wasserstrahlluftpumpe herstellte. In der Glocke befand sich außer den Versuchspflanzen ein Thermometer, ein Gefäß mit Wasser und häufig auch noch ein solches mit alkalischem Pyrogallol zur Absorption der nach dem Auspumpen noch restierenden Sauerstoffspuren. Die Versuchspflanzen, fast durchgängig Keimlinge der oben genannten Arten, kamen sämtlich in etioliertem Zustande zur Verwendung. (Abbildung und Beschreibung des Apparates siehe Wieler, S. 195.) Es wurde nun zur Versuchsanstellung der ganze Apparat entweder einfach ausgepumpt und am Manometer nach Abzug der Wasserdampftension die noch vorhandene Luftmenge abgelesen, wodurch sich dann durch Rechnung und Beziehung auf den Rauminhalt des verwandten Apparates der darin enthaltene Sauerstoffanteil ergab, oder aber es wurde wechselnd ausgepumpt und mit Wasserstoff nachgefüllt und das mehrmals wiederholt, so daß nach des Verfassers Berechnung als theoretischer Wert Sauerstoffspuren von nicht mehr als Milliontel oder Billiontel eines Kubikzentimeters im Apparat zurückblieben.

Außer dem eben beschriebenen benutzte dann Wieler noch einen zweiten folgendermaßen zusammengesetzten Apparat. In eine dampfgesättigte Röhre von 16 mm Durchmesser und 60 ccm Inhalt wurden eine oder mehrere mit Marken versehene Pflanzen gebracht. Darauf ward die Röhre mit einem doppelt durchbohrten Gummistopfen verschlossen, durch den ein langes und ein kurzes Glasrohr

geführt waren. Durch das erstere stand der Apparat mit dem Wasserstoffentwicklungsapparat, durch das zweite mit der Wasserluftpumpe in Verbindung. Der Apparat ward so in ein Gefäß mit Quecksilber gestellt, daß die Verschlüsse untergetaucht waren, um jedes Eintreten von atmosphärischer Luft zu verhindern. Alsdann ward zu gleicher Zeit ausgepumpt und Wasserstoff eingeleitet und zwar solange, bis man annehmen konnte, daß alle Luft ausgetrieben sei. Die Verbindungsröhren zwischen dem Wasserstoffapparat und der Pumpe wurden unter Quecksilber herausgenommen und durch Glasstäbe ersetzt, so daß dasselbe nicht in die Röhre eindringen konnte.

Das Ergebnis der im ersten Apparat angestellten Versuche war nun das folgende: Alle untersuchten Pflanzenkeimlinge bedurften nur außerordentlich geringer Mengen von Sauerstoff zum Wachstum. Zuerst stellten *Brassica napus, Cucurbita Pepo, Ricinus communis* und *Bellis perennis* ihr Wachstum ein, alles Pflanzen, welche schon nach einmaligem Auspumpen, ohne Zuleiten von Wasserstoff, also bei einem Druck von 3 mm und einem berechneten Gehalt des Apparates von über 1 ccm Sauerstoff nicht mehr zu wachsen imstande waren. Schon *Lupinus luteus* konnte mit erheblich weniger Sauerstoff auskommen und *Vicia Faba* stellte bei einem berechneten Sauerstoffgehalt von Billiontel eines Kubikzentimeters nicht immer ihr Wachstum ein. Überhaupt nicht konnte das Wachstum in diesem Apparat sistiert werden bei *Helianthus annuus*, welcher auch nach dreimaligem Auspumpen und Wiederzugeben von Wasserstoff immer noch wuchs. Wieler kommt zu dem Ergebnis, daß die restierenden Sauerstoffspuren für dieses Wachstum verantwortlich zu machen sind. Er nimmt deshalb den zweitbeschriebenen Apparat zu Hilfe, in dem dann auch *Helianthus annuus* sein Wachstum einstellt, so daß also nach Wieler die höheren Pflanzen des Sauerstoffs zum Wachstum ganz und gar nicht entraten können, wenn es auch nur sehr geringe Spuren sind, die sie benötigen. Dieser Auffassung schlossen sich dann andere Autoren, wie Wortmann, Palladin, Detmer, Correns an, dagegen trat ihr aufs energischste Nabokich entgegen.

Nabokich kommt auf Grund seiner Versuche, um das gleich vorweg zu nehmen, zu dem Ergebnis, daß die Fähigkeit, ohne Sauerstoff zu wachsen, eine bei allen oder den meisten höheren Pflanzen verbreitete ist. Die Versuche Wielers gingen nur von Mißverständnissen aus und schlössen eine Reihe von Fehlern in sich.

Vor allem greift Nabokich die Methodik Wielers an. Einmal hebt er hervor, daß durch die zahlreichen Kautschukschläuche, Hähne, Propfen etc. keineswegs ein irgendwie einwandfreies Vakuum zu erzielen sei. Jedenfalls ermöglicht es nicht eine Angabe des Sauerstoffs nach so geringen Quanten, wie sie von Wieler eingeführt wurde. In dieser Beziehung möchte ich gleich hier Nabokich beistimmen. Obwohl die Anschaulichkeit der Wielerschen Methode nicht zu leugnen ist, führt sie doch zu falschen Vorstellungen. Mir wurde das durch einige Versuche gezeigt, die ich mit *Vicia Faba* einmal in Sägespänen, das andere Mal ohne Sägespäne nur durch Wasser befeuchtet, anstellte. Im ersteren Falle wuchsen die Keimpflanzen sehr schön und energisch, das andere Mal gar nicht, obwohl ganz dasselbe Vakuum hergestellt war. Natürlich führt auch der Wasserstoff Spuren von Sauerstoff mit sich und die Dichtungen sind auch nie so sicher herzustellen, daß nun Berechnungen in der genannten Art und Weise angestellt werden könnten.

Weiter beanstandet Nabokich, daß von Wieler sowohl wie von fast allen anderen Autoren, welche sich mit ähnlichen Untersuchungen beschäftigt haben, zur Entfernung des Sauerstoffs ein Wasserstoffstrom meist in Verbindung mit einer Wasserstrahlluftpumpe benützt wurde, wodurch die untersuchten Pflanzen dauernd in einer verdünnten Atmosphäre gehalten wurden und ihr Turgor auf diese Weise herab-, ihre Transpiration aber hinaufgesetzt wurde.

Endlich drittens wird von Nabokich sowohl Wieler als allen anderen bisherigen Autoren vorgeworfen, daß sie die Ernährung ihrer Versuchspflanzen während des anaeroben Lebens mit organischen Nährstoffen unterlassen haben, wodurch der negative Ausfall der Untersuchungen zu erklären sei.

Um diese von ihm gerügten Versuchsfehler zu umgehen, bedient sich Nabokich nun folgender Methodik. Er bringt seine Versuchspflanzen, hauptsächlich Keimlingsabschnitte, in 1—2 %ige Zuckerlösungen, die sich in abschmelzbaren, seitlich tubulierten Glaskolben befinden. Der Hals der Kolben wird vor dem Auspumpen abgeschmolzen, die an dem seitlichen Tubus befindliche, nach der Luftpumpe führende Glasröhre ist kapillar ausgezogen und wird während des Auspumpens abgeschmolzen. Auf diese Weise wird bei absolut dichtem Verschluß jeder Gummischlauch oder Stopfen vermieden und es wird eine weitgehende Evakuierung ermöglicht, da bei einer Temperatur, welche die Pflanzen nicht schädigt, ein Auskochen des Substrates unter der Luftpumpe und damit ein Fortreißen der

letzten Luftspuren ermöglicht wird. Nabokich hat sich außer Wasserstrahlluftpumpen auch Öl- und Quecksilberluftpumpen bedient, so daß er ein optimales Vakuum erzielen konnte. Seine Versuche wurden in allererster Linie mit *Helianthus annuus* vorgenommen, wo sie denn auch vorzügliche Ergebnisse brachten und sich ein erhebliches Wachstum im Vakuum ergab. Diesen positiven Ergebnissen an dieser Versuchspflanze lassen sich aber nur mangelhafte an anderen an die Seite stellen. Außerordentlich viel geringeres Wachstum ergaben schon die Koleoptilen von *Zea Mays*, noch geringeres die ganz jungen Keimwürzelchen von *Pisum*, Lupinenhypokotyle und Raps.

Für mich resultierten nun aus dem angeführten Tatbestande eine ganze Reihe von Fragen, die zu untersuchen meine Aufgabe war. Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. Pfeffer bin ich dankbar für den Hinweis auf diese Fragestellung und für das Interesse und den Beistand, den er mir während des Sommersemesters 1907, wo ich diese Arbeit im botanischen Institute zu Leipzig begann, gewährte. Da ich im Wintersemester 1907/08 in Bonn am botanischen Institute der landwirtschaftlichen Akademie tätig war, setzte ich meine Arbeit im dortigen Institut fort und danke meinem damaligen verehrten Chef, Herrn Professor Dr. Jost herzlichst für den mir überlassenen Platz und oft gespendeten Rat. Aber erst nach mehrmaligen Unterbrechungen durch allerhand dazwischen zu erledigende Arbeiten konnte ich die vorliegenden Untersuchungen im Winter 1909 im botanischen Institut zu Kiel zu einem gewissen Abschluß bringen.

Es lag nach dem im vorhergehenden Angeführten auf der Hand, daß ich die vielgeschmähte Versuchsanstellung Wielers zuerst einmal einer eingehenden Nachprüfung unterzog. So begann ich denn meine Untersuchungen mit der Benützung des einen von Wieler angewandten und von mir zuerst beschriebenen Apparates. Ich brachte indessen mehrere Veränderungen in der Versuchsanstellung an, um einigen der von Nabokich getadelten Mängel zu entgehen. So vermied ich vor allem natürlich die Sägespäne, die Wieler als Substrat für seine Versuchskeimlinge benützte. Hatte ich es mit kleinen Samen zu tun, z. B. mit *Brassica napus*, so verwendete ich 1—2 Lagen gut befeuchteten Filtrierpapieres auf einem Objektträger. Die Austrocknung des Papieres wurde dadurch vermieden, daß ein Streifen desselben in ein unter dem Objektträger stehendes Näpfchen mit Wasser tauchte, wodurch immer neues Wasser nachgesaugt wurde. Sollten aus größeren Samen hervorgehende Keim-

linge untersucht werden (*Faba*, *Helianthus* usw.), so wurden dieselben auf innen mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Glasröhren von 6—8 cm Länge gesetzt, in welche die Wurzeln, somit dauernd befeuchtet, hineinragten. Die Glasröhrchen waren mit etwas Siegellack auf einer halbkreisförmigen Glasscheibe vertikal befestigt, durch welche Form sich erreichen ließ, daß die Röhren mit den Versuchskeimlingen ganz nahe an die Glasglocke gebracht wurden, wodurch die mit dem Horizontalmikroskop geschehende Ablesung der Tuschemarken auf den Keimlingen ermöglicht wurde, bzw. durch die Wölbung der Glocke hervorgerufene Ablesungsfehler vermieden wurden. Die dauernde Feuchthaltung der Keimlinge wurde auch dadurch gewährleistet, daß auf dem Grunde jedes Glasröhrchens sich stets etwas Wasser befand und manchmal auch noch die Hypokotyle mit Wasser besprengt wurden. Es wurde stets darauf geachtet, daß die Feuchtigkeit auch bei Abbrechung des Versuches noch erhalten war. Durch Vermeidung der Sägespäne erhielt ich in den meisten Fällen einen annähernd oder vollkommen stabilen Manometerstand während der ganzen Versuchsdauer. Um bei negativem Ausfall der Versuche sicher zu sein, daß die Bedingungen im Apparat nicht an sich dem Wachstum der Keimlinge schädlich waren, wurden dieselben stets erst in demselben im unausgepumpten Zustande eine Zeitlang auf ihr Wachstum untersucht, und erst, wenn in diesem Zustande ein normales Wachstum stattfand, das Auspumpen vorgenommen. Zudem wurden meist auch noch Kontrollexemplare unter einer anderen, neben der Versuchsglocke sich befindenden Glocke erzogen. Nach Abbrechen des Versuches, also nach Zuleiten von neuer Luft, wurden die Versuchspflanzen ebenfalls noch an Ort und Stelle weiter auf ihr Wachstum geprüft. Auch einige spezielle Maßregeln wurden noch benützt, worauf später zurückzukommen sein wird. Die Tuschemarken wurden entweder in beliebiger Entfernung auf den Keimlingen angebracht, skizziert und dann in gewohnter Weise die Abstände gemessen. Da aber bei Messung eines längeren Stückes eine ganze Anzahl solcher Tuschemarken angebracht werden mußten, wodurch natürlich die Ablesungsfehler vergrößert wurden, wurde dazu geschritten, den Zuwachs der Keimlinge im ganzen zu messen, was in folgender Weise geschah. Entweder es wurde an das Glasrohr ein Draht mittels Siegellack befestigt, an dem wieder zwei kleine Querdrähte sich befanden, auf die ihrerseits Stecknadelspitzen in vertikaler Richtung aufgesetzt wurden. Nahe der Spitze

des Keimlings und weiter unten wurde nun in annähernd gleicher Höhe mit den Stecknadelspitzen je ein Tuschepunkt angebracht. Aus dem wechselnden Abstand des oberen Tuschepunktes von der oberen Nadelspitze, eventl. vermindert um den Abstand der entsprechenden unteren Punkte (nämlich dann, wenn der Keimling etwa nicht völlig sicher fixiert war) ließ sich dann der Gesamtzuwachs feststellen. Bei dünneren Objekten (*Glyceria*) wurde der Keimling auch ganz in die Glasröhre gebracht und durch Feststellung des Abstandes der Spitze von einem auf der Glasröhre angebrachten Punkt der Zuwachs konstatiert. So wurde auch bei der Beobachtung des Wurzelwachstums verfahren, in welchem Falle dann nach der dem Beobachter zu gelegenen Seite etwas Filtrierpapier ausgespart wurde. Die Keimlinge gelangten, was kaum nötig wäre hervorzuheben, natürlich in etioliertem Zustande in den Apparat. Ebenso war das Quecksilbermanometer stets mit einer Wasserschicht versehen, um die Giftwirkung des Hg unschädlich zu machen.

Ein mit den Versuchen verbundenes, von Wieler noch nicht verfolgtes Ziel, die Schnelligkeit der Wachstumseinstellung nach Auspumpen bezw. die Schnelligkeit der Wiederaufnahme des Wachstums nach erneuter Zugabe von Luft festzustellen, brachte es mit sich, daß immer eine ganze Reihe von Ablesungen ausgeführt werden mußte.

Bei der Wahl der Versuchsobjekte lag es naturgemäß nahe, solche Pflanzen zu verwenden, welche schon Wieler gebraucht hatte. Da ja er sowohl wie Nabokich ganz besonders *Helianthus annuus* unempfindlich gegenüber Sauerstoffentzug gefunden hatte, so wurde einmal noch eine andere *Helianthus*-Art zu den Versuchen herangezogen und dann kamen vor allem einige Compositen zur Verwendung. Von dem Gedanken ausgehend, daß vielleicht Wasserpflanzen besonders unempfindlich für Sauerstoffentzug sein könnten, wurde die Untersuchung dann auch auf *Glyceria fluitans* ausgedehnt.

Versuche nach Wieler.

1. Stengelorgane.

Helianthus annuus und andere Compositen (Vers. 1—4).

Aus dem Versuchsprotokoll 1 ergibt sich, daß die Keimlinge von *Helianthus annuus* in dem eben beschriebenen Apparat ca. 24 Stunden mit einer Sauerstoffmenge von 0,5—1,5 ccm bei einem

Drucke von 1—3 mm (nach Abzug der Wasserdampftension) zu wachsen imstande waren. Das Wachstum klingt aber nach und nach ab und schon nach 18½ Stunden hatte ein Keimling das Wachstum ganz aufgegeben. Bei Ablesung nach 23½ Stunden sind von den 4 übrigen 3 nur noch ganz geringfügig gewachsen, während einer sein Wachstum noch in intensiverer Weise fortgesetzt hat. Bei erneuter Zugabe von Luft ist gleich in den ersten drei Stunden das Wachstum wieder ganz normal, wie vor dem Auspumpen, wie die stündlichen Zuwächse ergeben. Eine Schädigung durch das Evakuieren oder den Aufenthalt im Apparat ist also nicht zu verzeichnen. Die Kontrollexemplare an der Luft sind unterdessen in ganz normaler Weise und zuletzt so stark gewachsen, daß die Marken für die Ablesung mit dem Horizontalmikroskop zu weit auseinandergerückt waren.

Helianthus annuus (Vers. 1 u. 2).

Versuch 1.

5 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand 1—3 mm.
Sauerstoffmenge im Apparat (berechnet) 0,5—1,5 ccm.

Pflanze	Norm. Druck		Evakuiert						Norm. Druck	
	10. VII. ½11—3 h	p. Stunde	3—7 h	p. Stunde	10. VII. 7 h bis 11. VII. ½10 h	p. Stunde	½10—½3 h	p. Stunde	½3—½6 h	p. Stunde
1	0,45	**0,1**	0,70	**0,17**	0,60	**0,04**	0,05	**0,01**	0,55	**0,18**
2	0,95	**0.21**	0,95	**0,24**	0,7	**0,05**	0,6	**0,12**	0,9	**0,3**
3	0,95	**0,21**	0,68	**0,17**	0,37	**0.02**	0,13	**0,02**	0,6	**0,2**
4	0,83	**0,18**	1,1	**0,27**	0,57	**0,04**	0,0	**0,0**	0,6	**0,2**
5	?	?	0,35	**0,09**	0,03	**0,002**	0,02	**0,004**	0,13	**0,04**
Kontrolle										
I	0,55	**0,11**	1,3	**0,32**	6,5	**4,3**	Der weitere Zuwachs war zu stark, um mit dem Horizontalmikrosk. gemess. werd. zu könn.			
II	0,4	**0,1**		6,4		**3,3**				

Bei Versuch 2 wurden die Keimlinge von *Helianthus annuus* in Wasserstoffatmosphäre erzogen. Der Apparat war vor Zugabe des Gases einmal auf 1 mm Druck ausgepumpt worden. Auch dieser Versuch zeigt Wachstum über 24 Stunden, z. T. sogar bis 40 Stunden. Auch hier klingt das Wachstum deutlich ab, wird aber nach Zugabe von Luft wieder in normaler Weise aufgenommen. Die Kontrollexemplare sind die ganze Zeit über normal gewachsen.

Versuch 2.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.

Manometerstand 3 mm, darauf Wasserstoffüllung.

Pflanze	Normaler Druck		Wasserstoff						Norm. Druck	
	25. VII. 7 h n. bis 26. VII. 11 h v.	p. Stunde	11 h v. bis 7 h n.	p. Stunde	26 VII. 7 h n. bis 27. VII. $10^1/_2$ h v.	p. Stunde	27. VII. $10^1/_2$ h v. bis 7 h n.	p. Stunde	27. VII. 7 h n. bis 28. VII. $11^1/_2$ h v.	p. Stunde
1	4,7	**0,3**	2	**0,25**	2,2	**0,14**	0	**0**	4,1	**0,27**
2	5,5	**0,34**	3,6	**0,45**	4,3	**0,28**	0,3	**0,04**	5	**0,32**
3	3	**0,22**	2,2	**0,27**	4	**0,17**	0	**0**	5	**0,36**
Kontrolle										
I	3,8	**0,24**	1,1	**0,14**	3,7	**0,24**	0,5	**0,06**	—	—
II	11,0	**0,61**	4,6	**0,57**	11,5	**0,74**	3,2	**0,4**	—	—

Aus diesen Versuchen ergibt sich also, daß das Wachstum von *Helianthus*-Keimlingen fast 2 × 24 Stunden bei ganz minimalen Sauerstoffspuren fortdauern kann. Endlich aber hört dasselbe unter den gegebenen Versuchsbedingungen bei einigen Versuchspflanzen ganz auf, nachdem es hier wie bei den übrigen innerhalb der Versuchsdauer nicht völlig sistierten Keimlingen nach und nach immer geringer geworden ist. Mangelnde Feuchtigkeit kann hier nicht die Ursache des Sistierens gewesen sein, da, wie schon erwähnt, immer für Feuchtigkeit in genügendem Maße gesorgt war. Auch die übrigen Bedingungen im Apparate können dem Wachstum nicht zuwider gewesen sein, da vor und nach dem Auspumpen beziehungsweise Zuleiten von Wasserstoffgas dieselben Versuchskeimlinge an Ort und Stelle gut gewachsen sind.

Wenden wir uns nun zu einigen Verwandten von *H. annuus* bezw. einigen anderen Compositen. Einmal wurde von Haage und Schmidt bezogene *Helianthus perennis* zum Versuche herangezogen.

Versuch 3. *Helianthus perennis.*

2 Exemplare.

Manometerstand 2 mm.

Sauerstoffmenge 1 ccm.

Pflanze	Normaler Druck		Evakuiert				Normaler Druck	
	20 I. 9 h n. bis 21. I. 10 h. v.	p. Std.	21. I. 10—5 h	p. Std.	21. I. 5 h n. bis 22. I. 6 h n.	p. Std.	22. I 6 h n. bis 23. I. 9 h v.	p. Std.
1	1	**0,07**	0	**0**	0	**0**	0,4	**0,03**
2	Krümmt sich zu stark für die Messung.							

Versuch 4.

5 Exemplare. Sauerstoffmenge im

Pflanze	Norm. Dr.		Evakuiert auf									
			1—1,5 mm				11,5 mm		12,5 mm		ca. 1 mm	
	22. VII 12—5 h	p. Stunde	22. VII. 5—8 h	p. Stunde	22. VII. 8 h bis 23. VII. 10 h	p. Stunde	23. VII. 10—5½ h	p. Stunde	23. VII. 5½ h bis 24. VII. 10 h	p. Stunde	24. VII. 10—5½ h	p. Stunde
1	0,5	**0,1**	0	**0**	1(?) stark gekr.	**?**	0	**0**	?	**?**	?	**?**
2	0,7	**0,14**	?	**?**	?	**?**	0,6	**0,08**	1,8	**0,1**	0	**0**
3	0,55	**0,11**	0	**0**	0	**0**	0,55	**0,06**	1,6	**0,1**	0	**0**
4	0,3	**0,06**	0	**0**	0	**0**	0,1	**0,01**	1,8	**0,1**	0,2	**0,02**
5	0,22	**0,04**	0,07	**0**	0	**0**	0	**0**	1,25	**0,09**	0,12	**0,01**

Trotz mehrerer angestellter Versuche behielt ich hier leider nur einen wachstumsfähigen Keimling übrig. Derselbe wuchs vor und nach dem Auspumpen deutlich, bei Auspumpen auf 1 mm stellte er indessen sein Wachstum ein.

Von anderen Compositen wurde vor allem sehr eingehend *Zinnia elegans* (Vers. 4) untersucht. In Luft wuchsen die Pflanzen gut. Als auf 1—2 mm ausgepumpt worden war, wuchsen die Pflanzen noch kurze Zeit (ca. 3 Stunden), worauf sie ihr Wachstum einstellten. Auch bei Zugabe von Luft auf 11,5 mm trat Wachstum nicht allgemein wieder ein. Erst bei 12,5 mm war dies der Fall. Bei erneutem Auspumpen auf 1 mm trat dann sehr schnell wieder Sistierung ein, um nach Zugabe von Luft auf 20 mm sogleich wieder erneutem Wachstum Raum zu geben. Bei abermaligem Auspumpen auf 14 und darauf folgend 9 mm wurde das Wachstum dann zwar nicht sistiert, aber erheblich verlangsamt. Entweder hatten sich also die Pflanzen nun an den niedrigen Sauerstoffgehalt, der ihnen geboten wurde, gewöhnt, oder aber sie verhielten sich anders, je nachdem sie aus dem ruhenden Zustand in den wachsenden oder umgekehrt übergingen.

Dieser Versuch lehrt nun verschiedenes. Erstens sehen wir hier eine Pflanze auf recht geringe Druckdifferenzen antworten, einmal mit Sistieren, das andere Mal mit Wachsen. Dann aber tritt uns hier vor allem wieder eine Art entgegen, welche in dem von Wieler verwendeten Apparate mit Leichtigkeit zum Wachstumsstillstand zu bringen ist. Schon bei 11,5 mm sahen wir hier Wachstumsstillstand eintreten, wenigstens bei Übergang

Zinnia elegans.

Apparat bei 1 mm Druck: 0,5 ccm.

Evakuiert auf												Norm. Druck	
20 mm		14 mm		9 mm		5 mm		5 mm		1 mm			
24. VII. 5½ h bis 25. VII. 9½ h	p. Stunde	25. VII. 9½—5½ h	p. Stunde	25. VII. 5½ h bis 26. VII. 10 h	p. Stunde	26. VII. 10—5 h	p. Stunde	26. VII. 5 h bis 27. VII. 10 h	p. Stunde	27. VII. 10—5 h	p. Stunde	27. VII. 5 h bis 28. VII. 10 h	p. Stunde
1,42	**0,09**	0,5	**0,06**	0,4	**0,02**	0,03	**0**	0,4	**0,02**	0	**0**	1,25	**0,07**
1,3	**0,08**	0,38	**0,05**	0,5	**0,03**	0,1	**0,01**	0,08	**0**	0,05	**0**	1	**0,06**
1,35	**0,08**	0,3	**0,04**	0,7	**0,04**	0,05	**0**	0,15	**0,01**	0	**0**	0,1	**0,007**
2,1	**0,13**	0,5	**0,06**	0,1	**0,005**	0	**0**	0,1	**0,01**	0	**0**	stark gekr.	—
1,35	**0,08**	?	**?**	?	—	0	**0**	0,15	**0,01**	0	**0**	0,4	**0,03**

von geringeren zu größeren Drucken. Weiterhin zeigt der Versuch aufs schlagendste, daß die Pflanzen sich in dem verwandten Apparate vorzüglich befanden, da sie Wachstum und Wachstumsstillstand eine ganze Reihe von Malen wechselnd durchmachten. Hier kann nicht mangelnde Feuchtigkeit, schlechte Atmosphäre oder was sonst das Wachstum unterdrückt haben, denn immer blieben dieselben Pflanzen an derselben Stelle stehen, ob nun ausgepumpt war oder Luft zugegeben. Weiterhin machen die geringen Unterschiede des Druckes, die zur Auslösung von Wachstum und Stillstand führten, es sehr wahrscheinlich, daß der Sauerstoffgehalt es ist, welcher den Einfluß ausübt, da man kaum verstehen könnte, wie so geringe Luftdruckunterschiede den Wechsel hervorrufen könnten.

Von anderen der Compositenfamilie angehörigen Arten prüfte ich dann noch weniger eingehend *Silybum eburneum* und *Onopordon Acanthium*, beide mit negativem Erfolge. Schon die Verwandtschaft von *Helianthus annuus* liefert also unter den von Wieler gebotenen Verhältnissen Arten, welche bei niedrigen Sauerstoffpressionen nicht mehr wachsen können. Wenden wir uns aber nun den Versuchen zu, welche ich mit anderen, von Wieler und Nabokich benützten Pflanzen anstellte.

Brassica napus (Vers. 5 u. 5a).

Diese Pflanze war von Wieler ganz besonders sauerstoffbedürftig gefunden worden. Ich habe eine lange Reihe von Versuchen mit dieser Art angestellt. Alle ergaben mir ein mit den Wielerschen Ergebnissen übereinstimmendes Resultat. Ich möchte zuerst zwei von diesen Versuchen etwas genauer besprechen.

Versuch 5.

Ich brachte am 8. Juni neun Keimlinge in den Apparat, pumpte auf 1 mm aus (Sauerstoffgehalt 0,5 ccm). Die Keimlinge befanden sich auf einer dünnen Lage Filtrierpapier. Es wurde ganz besonders darauf geachtet, daß die nötige Feuchtigkeit während des ganzen Versuches erhalten blieb. Nach 53 Stunden fand ich 7 Keimlinge umgeknickt und tot, 2 waren noch aufrecht, aber nicht gewachsen. Die Kontrollexemplare, welche gleichzeitig angesetzt worden waren, waren vorzüglich gewachsen. Wenn man in diesem Versuche nun noch der Meinung sein konnte, daß irgendwelche widrige Bedingungen das Absterben hervorgerufen hätten und demzufolge das Wachstum unterblieben war, so konnte durch den folgenden Versuch (5a) gezeigt werden, daß die Bedingungen im Apparate gut waren und nur die verminderte Partiärpressung des Sauerstoffes für das Aufhören des Wachstums verantwortlich zu machen ist. Vom 17. Januar abends bis 18. Januar morgens waren die beiden zum Versuche benützten Keimlinge an Ort und Stelle im Apparate gut wachsend gefunden worden. Da wurde um 10 Uhr auf 3 mm ausgepumpt. Bis 1 Uhr 30 Nachmittag wuchs Keimling 1 nicht mehr, Keimling 2 nur ganz minimal. Dann wurde bis auf 15 mm Luft zugegeben, Keimling 2 begann energischer zu wachsen, Keimling 1 verharrte in Ruhe. Abends 6 Uhr 55 wurde auf 25 mm Luft zugegeben, worauf nun auch Keimling 1 wieder zu wachsen begann, und dann bis zum 19. Januar weiter wuchs. Am 19. Januar wurde dann wieder auf 3 mm ausgepumpt. Keimling 1 hielt wieder im Wachstum inne, Keimling 2 wuchs ganz minimal weiter, wie sich das schon das erste Mal ergeben hatte.

Versuch 5a.

2 Exemplare.
Manometerstand 3; 15; 25 mm.
Sauerstoffmenge 1,5; 7,5; 12,5 ccm.

Pflanze	Norm. Dr.		Evakuiert auf											
			3 mm		15 mm		25 mm		25 mm		3 mm		3 mm	
	17. I. 9 h n. bis 18. I. 10 h v.	p. Stunde	18. I. 10 h v. bis $1^1/_2$ h n.	p. Stunde	18. I. $1^1/_2$ n. bis 6 h n.	p. Stunde	18. I. 7 h n. bis 10 h n.	p. Stunde	18. I. 10 h n. bis 19. I. 11 h. v.	p. Stunde	19. I. 11 h v. bis 11 h n.	p. Stunde	19. I. 11 h n. bis 20. I. 11 h v.	p. Stunde
1	3,5	**0,27**	0	**0**	0	**0**	0,6	**0,2**	2,6	**0,2**	0	**0**	0	**0**
2	2,5	**0,19**	0,2	**0,06**	1	**0,2**	1,4	**0,5**	2,8	**0,21**	0,2	**0,02**	0,6	**0,05**

Wir sehen also bei 3 mm Luftdruck bezw. einem Sauerstoffgehalt von 1,5 ccm die Keimlinge von *Brassica napus* ihr Wachstum ganz oder fast ganz einstelllen, bei Zugabe von etwas mehr aber an derselben Stelle in demselben Apparate das Wachstum sofort wieder aufnehmen. Die genannte Sauerstoffmenge erlaubt also gerade noch das Wachstum einzelner Individuen, während bei noch geringeren Spuren das Wachstum völlig eingestellt wird. Dauert der Sauerstoffentzug dann länger an, so führt das für die Keimlinge nach und nach zum Tode.

Vicia Faba und andere Leguminosen (Vers. 6—11).

Auch hier erbrachten mehrere Versuche die gleichen Versuchsresultate, von denen ich nur einen näher besprechen will (Versuchsprotokoll 6). Es wurden am 4. Juli Vormittag 4 Keimlinge von der forma *equina* in den Apparat gebracht. Bis Nachmittag hatten dieselben nun einen guten Zuwachs ergeben, der eine Keimling hat sich allerdings so gekrümmt, daß er bei den folgenden Untersuchungen nicht mit benützt werden konnte. 4 Uhr 30 wurde auf 2 mm ausgepumpt. Bis Abend 9 Uhr 30 hatten alle drei restierenden Keimlinge ihr Wachstum völlig aufgegeben. Am nächsten Morgen wurde Luft zugegeben und schon innerhalb von $1^1/_2$ Stunde hatten alle 3 Keimlinge ihr Wachstum wieder aufgenommen. Wieler hatte Wachstum bei *Faba* noch nach mehrmaligem Auspumpen und Zuleitung von Wasserstoff gefunden. Das erklärt sich aber leicht, wie ich schon eingangs hervorhob, dadurch, daß er seine Samen in Sägespänen liegend untersuchte, wodurch eben nicht aller Sauerstoff entfernt werden konnte.

Versuch 6. *Vicia Faba equina.*

3 Exemplare.
Manometerstand 2 mm.
Sauerstoffmenge 1 ccm.

Pflanze	Normaler Druck		Evakuiert		Normaler Druck			
	4. VII. $12^1/_2$—$4^1/_2$ h	p. Stunde	4. VII. $4^1/_2$ h bis 5. VII. $9^1/_2$ h	p. Stunde	5. VII. $10^1/_2$—12 h	p. Stunde	5. VII. 12 h bis 6. VII. $9^1/_2$ h	p. Stunde
1	0,5	**0,12**	0	**0**	0,25	**0,17**	2,2	**0,1**
2	0,4	**0,1**	0	**0**	0,15	**0,1**	3,6	**0,17**
3	?	**?**	0	**0**	0,05	**0,04**	1,6	**0,08**

Außer *Vicia Faba* untersuchte ich noch 2 Keimlinge von *Vicia sativa*, welche bei einem Drucke von einem Millimeter nicht wuchsen, während Kontrollexemplare unter einer Glocke nebenan sehr kräftig wuchsen. Nach Zugabe von Luft begannen auch die Keimlinge im Apparat sofort wieder zu wachsen.

Versuch 7. *Vicia sativa.*

2 Exemplare, 2 Kontrollexemplare. Manometerstand 1 mm. Sauerstoffgehalt 0,5 ccm.

Pflanze	Evakuiert		Normaler Druck
	14. VII. 1 h n. bis 15. VII. 10 h v.	15. VII. 10 h v. bis 12½ h n.	15. VII. 12½ h n. bis 5½ h n.
1	0	0	0,5
2	0	0	1,3

Lupinus albus (Vers. 8 und 9).

Auch bei dieser Pflanze konnte gezeigt werden, daß das Wachstum bei einem Drucke von 1—3 mm sistiert wird, aber nachher wieder im vollen Umfange aufgenommen. Von 4 Keimlingen, welche am 2. August in den Wielerschen Apparat gebracht wurden, krümmte sich einer bald, so daß er nicht mehr zu brauchen war. Ein 2. hörte sogleich auf zu wachsen, während die beiden anderen noch einen ganz geringen Zuwachs aufwiesen, dann aber ebenfalls ihr Wachstum einstellten. Am 3. August abends wurde wieder Luft zugegeben und das Wachstum setzte bei allen Individuen wieder ein.

Versuch 8.

4 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand 1—4 mm. Sauerstoffgehalt 0,5—2 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert			Normal. Druck				
	2. VIII. 1—5 h n.	2. VIII. 5—7 h n.	2. VIII. 7 h n. bis 3. VIII. 9½ h v.	3. VIII. 9½ h v. bis 5½ h n.	3. VIII. 5½—6 h. n.	3. VIII. 6—6½ h. n.	3. VIII. 6½—7½ h n.	3. VIII. 7½ h n. bis 4. VIII. 10 h v.	4. VIII. 10 h n. bis 6. VIII.
1	2,8	0	0,25	0	0	?	?	?	sehr stark gewachs.
2	1	0,1	gekrümmt						
3	1,5	0,025	0,3	0	0	0	0	0,9	sehr stark gewachs.
4	0,67	0'	0	0	gekrümmt				
Kontrolle									
I	1,6	0,6	10	wegen zu starker Wachstumskrümmungen Messungen eingestellt.					
II	2,5	0,9	9,5						

Der folgende Versuch ist nicht so gleichmäßig. Hier war das Manometer etwas gesunken, es war also wohl etwas Luft hineingebracht worden. Hier setzten demgemäß nur 2 Keimlinge ihr Wachstum ganz aus, während 2 andere, allerdings in äußerst reduziertem Maße, weiter wuchsen. Nach Zugabe von Luft trat das normale Wachstum allerseits wieder ein.

Versuch 9.

4 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand 1 mm im Anfang, dann 10 mm.
Sauerstoffmenge 0,5 mm.

Pflanze	Norm. Dr.	Evakuiert			Norm. Druck
	31. VII. 12—1½ h n.	31. VII. 1½—3½ h n.	31. VII. 3½—7½ h n.	31. VII. 7½ h n. bis 1. VIII. 10 h v.	1. VIII. 10 h v. bis 2. VIII. 10½ h. v.
1	0,5	0,05	0,02	0,05	3,9
2	0,2	0,05	0,05	0,05	0,5 (nur bis I. VIII. 5 h dann Krümmg.)
3	0,2	0	0	0	Krümmung
4	0,5	0,1	0,1	0	
Kontrolle					
I	0,7	1,7	1	9,5	Krümmung
II	1,3	1	0,8	15	

Pisum sativum (Vers. 10 und 11).

Für diese Pflanze bin ich in der Lage, 2 ganz entsprechende Versuche anzuführen, wie für *Lupinus.* Bei Versuch 10 war auf 1 mm ausgepumpt worden und der Manometerstand hatte sich

Versuch 10.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand ca. 1 mm. Sauerstoffgehalt 0,5 ccm.

Pflanze	Evakuiert		Normaler Druck
	16. VII. 12½—5 h. n.	16. VII. 5 h n. bis 17. VII. 10½ h v.	17. VII. 10½—5 h n.
1	0	0	0,25
2	0	0	0,3
3	0	0	0,3
Kontrolle			
I		war verletzt	
II	0,3	0,6	0,25

konstant erhalten. Die sämtlichen Keimlinge stellten ihr Wachstum ein, während die Kontrollkeimlinge gut wuchsen. Bei Versuch 11 hatte sich der Manometerstand nicht erhalten, es war derselbe vielmehr auf 5 mm herabgegangen. Alle Keimlinge wuchsen, wenn auch sehr verlangsamt, weiter. Auch andere Versuche zeitigten Ergebnisse in derselben Richtung.

Versuch 11.

4 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.

Manometerstand 3. VIII. $1^1/_2-4^1/_2$ h: 1—2 mm; hierauf 3. VIII. bis 4. VIII. 11 h: ca. 5 mm; hierauf Luft.

Sauerstoffgehalt erst 0,5—1, dann ca. $2^1/_2$ ccm.

Pflanze	Evakuiert					Norm. Druck
	3. VIII. 12—$1^1/_2$ h	3. VIII. $1^1/_2$—5 h	3. VIII. 5—7 h	3. VIII. 7 h bis 4. VIII. 10 h	4. VIII. 10—11 h	4. VIII. 11 h bis 5. VIII. $10^1/_2$ h
1	0,6	0,44	0,1	0,17	0,05	4,6
2	0,6	0,4	?	0,1	?	2,5
3	0,7	0,33	0,1	0,17	?	7,7
4	0,5	0,1	0,05	0,2	?	4,5
Kontrolle						
I	1	2,3	sehr stark			
II	1,1	2,6				

Glyceria fluitans (Vers. 12 und 13).

Diese Pflanze verhielt sich anders als die vorher untersuchten. Wie die Versuchsprotokolle lehren, ist sie trotz Auspumpens auf 1 mm und mehrmaligen Durchleitens von Wasserstoff nicht endgültig zum Wachstumsstillstand zu bringen, obwohl das Wachstum ganz erheblich vermindert ist. Man wird also annehmen müssen, daß diese Pflanze zeitweilig, und zwar noch länger als *Helianthus annuus* ohne Sauerstoff zu leben imstande ist.

Versuch 12.

4 Exemplare.

Manometerstand 1 mm. Sauerstoffmenge 0,5 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert				
	16. XII. $11^1/_2$ h bis 17. XII. 11 h	17. XII. 11—5 h	17. XII. 5—10 h	17. XII. 10 h bis 18. XII. 9 h	18. XII. 9 h bis 18. XII. $4^1/_2$ h	18. XII. $4^1/_2$ h b. 19. XII. 10 h
1	gut gewachs.	0,4	0,04	0,06	0	0
2	ohne	0,5	0,4	0,6	0,2	0,4
3	genauere	0,9	1,6	0,1	0	0
4	Maßangabe	0,4	1,2	1,3	0	0

Versuch 13.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.

Zweimal auf 3 mm ausgepumpt, dazwischen Wasserstoff zugegeben und schließlich mit Wasserstoff gefüllt zwei Stunden stehen gelassen. Dann nochmals auf 2 mm ausgepumpt, Wasserstoff zugegeben, abermals auf 2 mm ausgepumpt und schließlich Wasserstoff zugegeben.

Pflanze	Norm. Dr.	Wasserstoffinhalt					Norm. Dr.
	20. I. 12—7 h	20. I. 7 h bis 21. I. 10 h	21. I. 10—5 h	21. I. 5 h bis 21. I. 10 h	21. I. 10 h bis 22. I. 9½ h	22. I. 9½ h bis 23. I. 9½ h	23. I. 9½ h bis 24. I. 11 h
1	3,25	1,25	2	0	2,6	0,4	14,4
2	3	0,37	0,37	0,4	0,37	2,2	8
3	3,7	1,1	0,75	0,1	0,6	0,85	5
Kontrolle							
I	3	8,7	9,5	10	13,5		
II	2,4	5	4,4	7,5	10		

Daß gerade diese Pflanze ohne Sauerstoff zu wachsen vermag, führen wir wohl nicht ohne Grund auf ihre Eigenschaften als Wasserpflanze zurück. An Stellen wachsend, wo ihr von Natur nicht viel Sauerstoff geboten wird, hat sie die Fähigkeit zum zeitweiligen anaeroben Wachstum gewonnen. Es wäre vielleicht eine dankbare Aufgabe noch andere Wasserpflanzen daraufhin zu untersuchen.

Wurzeln.

Lupinus albus (Vers. 14 und 15).

Sehr klare Ergebnisse brachte der folgende Versuch. 4 Keimlinge wurden am 9. Dezember Nachmittag so in Glasröhrchen gebracht, daß ihre Wurzeln völlig benetzt von ausgekochtem Wasser waren. Die Glasröhrchen wurden in dem Apparat aufgestellt, wie in der Einleitung angegeben. Die Wurzeln (etwa 2 cm lang) zeigten ein deutliches Wachstum. Dann wurde auf 3 mm ausgepumpt. Das Wachstum wurde momentan eingestellt, wie die folgenden nach 2 Stunden vorgenommenen Messungen ergaben. Nunmehr wurde Luft zugegeben und es war nun wieder innerhalb einer Stunde ein deutliches, wenn auch schwächeres Wachstum als vor dem Auspumpen festzustellen. Nach und nach aber trat wieder normales Wachstum ein. Auch ein weiterer Versuch (15) zeigt das sofortige Aufhören des Wurzelwachstums nach dem Auspumpen. Die Wieder-

aufnahme wurde hier nicht kontrolliert. Es sei aber hier noch ganz besonders hervorgehoben, daß das Einstellen des Wachstums nicht etwa auf Austrocknen der Wurzelspitze beruhte. Ich habe, gerade weil die Wurzeln wohl in solchem Falle leicht zu wachsen aufhören, ganz besonders darauf geachtet, daß dieselben dauernd befeuchtet waren.

Versuch 14.

4 Exemplare, 3 Kontrollexemplare.
Manometerstand 3 mm.
Sauerstoffgehalt 1 ccm.

Pflanze	Normaler Druck	Evakuiert	Normaler Druck	
	9. XII. $5^1/_2$ h bis 8 h n.	9. XII. 8—10 h n.	9. XII. 10—11 h n.	9. XII. 11 h n. bis 10. XII. $9^1/_2$ h v.
1	0,7	0	?	13
2	1,7	0	0,2	14
3	1,3	0	0,1	12
4	1,3	0	0,1	8
Kontrolle				
I	1,1	2	0,8	13,5
II	0,4	0,6	0,5	13
III	?	1	0,7	16

Versuch 15.

5 Exemplare, 5 Kontrollexemplare.
Manometerstand 3 mm.
Sauerstoffgehalt 1,5 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert			
	4. XII 12—2 h	4. XII. 2—4 h	4. XII 4 h bis 5. XII. 9^{30} h	5. XII. 9^{30} h bis 10^{20} h	5. XII. 10^{20} h bis 12 h
1	1	0	0	0	0
2	1	0	0	0	0
3	0,8	0	0	0	0
4	1,4	0	0	0	0
5	1,2	0	0	0	0
Kontrolle					
I	1,3	0,9	25		
II	1	0,9	20		
III	0,6	0,6	? (gekrümmt)		
IV	1,6	1,3	35		
V	1,3	?	30		

Pisum sativum (Vers. 16).

Ganz dasselbe konnte ich für *Pisum sativum* feststellen.

Versuch 16.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare. Manometerstand 2 mm. Sauerstoffgehalt 1 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert			
	24. VII 11—1½ h	24. VII. 1½—6 h	24. VII. 6 h b. 25. VII. 10¼ h	25. VII. 10¼ h bis 11½ h	25. VII. 11½—5 h
1	0,7	0	0	0	0
2	1	0,1	0	0	0
3	1,4	0,1	0	0	0
Kontrolle					
I	2,8	3	——→		17
II	1,5	1	——→		11

Nach Nabokich (5) gibt allerdings Flerow (Arb. d. bot. G. der Univ. Jurjew 2, 1901, S. 23) an, daß das Wachstum des Wurzelsystems von Erbsen noch einige Zeit nach Evakuierung fortdauert, wenn auch mit Verzögerung.

Eine ähnliche Angabe bringt Godlewski. Im Laboratorium dieses Autors hat Kosinski sterilisierte Erbsensamen in Zuckerlösungen keimen und einige cm lange Wurzeln bilden sehen. Ebenso gibt Godlewski nach einigen Versuchen an, daß Lupinensamen in Zuckerlösung ohne Sauerstoff keimen und einige mm lange Würzelchen treiben können, während Nabokich auch Keimung von einzelnen Lupinensamen in destilliertem Wasser beobachtet hat (1909, S. 165).

Die Differenzen zwischen diesen Ergebnissen und meinen Untersuchungen kann ich mir höchstens aus dem verschiedenen Alter der verwendeten Versuchspflanzen erklären. Ich selbst benutzte ja nicht mehr keimende Samen, sondern Samen mit schon ca. 2 cm langen Würzelchen. Außerdem muß natürlich nicht außer acht gelassen werden, daß es in den Untersuchungen der genannten Autoren immer nur einzelne Samen waren, welche sich zur Keimung anschickten.

Betrachten wir nun die im Wielerschen Apparate angestellten Versuche kurz noch einmal im Zusammenhange, so ergibt sich, daß *Helianthus annuus* und *Glyceria fluitans* eine Zeitlang auch ohne Sauerstoff unter den dort gebotenen Bedingungen zu wachsen imstande sind. Die übrigen untersuchten Pflanzen aber stellten

bei einem Auspumpen auf 1 bis wenige mm, je nach der Art und dem Individuum verschieden, ihr Wachstum sowohl in den Hypo- bezw. Epikotylen als auch in den Wurzeln ein. Die Wachtumsbedingungen im Apparate konnten keine ungünstigen sein, da dieselben Pflanzen bei etwas weniger starkem Auspumpen, also bei Anwesenheit von etwas mehr Sauerstoff, zumeist wieder zu wachsen begannen, wenn anders der Sauerstoffentzug nicht allzulange gedauert hatte.

Vergleicht man nun meine Versuchsergebnisse mit denen Wielers, so ergibt sich im großen und ganzen Übereinstimmung. Auch bei mir war das Wachstum von *Helianthus*, abgesehen von der von ihm nicht untersuchten *Glyceria*, am wenigsten durch Sauerstoffentzug zu hemmen. Nur ergibt sich durch meine wiederholten Ablesungen ein nach und nach erfolgendes Sistieren. *Vicia Faba* konnte Wieler in diesem Apparate allerdings auch nicht zum Sistieren bringen, während mir das bei einigen Keimlingen gelang. Ich führte schon aus, daß diese Differenz sich wohl darauf zurückführen läßt, daß Wieler Sägespäne in seinen Apparat zur Kultur der Sämlinge brachte, während ich sie auf leichter des Sauerstoffs zu beraubenden Substraten, vor allem Filtrierpapier, erzog.

Die schon bei wenigen mm wechselnden positiven und negativen Wachstumsergebnisse lassen die Annahme, daß das Aufhören des Wachstums auf Mangel an Sauerstoff beruht, als einzige Erklärungsmöglichkeit erscheinen.

Versuche nach Nabokich.

Über die zahlreichen Versuche mit *Faba*, *Pisum*, *Brassica napus*, *Lupinus albus*, *Cucurbita* glaube ich wegen der durchgehends negativen Ergebnisse nicht detaillierte Angaben machen zu müssen.

Nachdem die Untersuchungen in dem Wielerschen Apparat zu dem Ergebnisse geführt hatten, daß daselbst die meisten untersuchten Pflanzen, trotz im übrigen günstiger Wachstumsbedingungen, bei geringem Sauerstoffgehalt nicht zu wachsen imstande sind, war zu untersuchen, wie sich dieselben Pflanzen bei einer Behandlung nach der von Nabokich verwendeten Methode verhielten. Nabokich hatte ja in allererster Linie mit *Helianthus annuus* experimentiert und es ergab sich als selbstverständlich, daß auch ich dieser Pflanze zuerst meine besondere Beachtung zuwandte.

Ich stellte meine Versuche in derselben Weise wie Nabokich an, nur verwendete ich dazu nicht abschmelzbare Glaskolben, sondern einfache weite, tubulierte Glasrohre. Zum Auspumpen

benützte ich eine Wasserstrahlluftpumpe, wie auch in den bisherigen Versuchen. Nur für einen Versuch konnte ich eine starke Ölpumpe zur Verwendung bringen, die Herr Professor Harries mir zur Benutzung freundlichst überließ. Die etiolierten Keimlinge wurden abgeschnitten, die Kotyledonen um die Hälfte verkürzt. Hierauf wurden sie in Wasser gelegt und nach einigen Stunden zum Versuche gebraucht. Sie wurden dann in ein oben offenes, unten verschlossenes, etwa 24 mm breites, 30 cm langes Glasrohr, welchem im oberen Drittel ein zur Kapillare ausgezogenes abschmelzbares, engeres Rohr angeschmolzen war, hineingebracht. Darauf wurde das weite Rohr oben abgeschmolzen und das seitliche Ansatzrohr mit der Luftpumpe in Verbindung gesetzt. Das Ganze wurde in ein Gefäß mit auf 30–40 Grad erhitztem Wasser gebracht und nunmehr ausgepumpt. Bald begann das Wasser in der Röhre zu sieden und auf diese Weise wurde der Sauerstoff auf äußerst intensive Weise ausgetrieben. Nachdem dies eine Viertelstunde fortgesetzt worden war, wurde während des Auspumpens die Ansatzröhre abgeschmolzen und die ausgepumpten Apparate wurden dann unter Wasser aufgestellt.

Ich habe nun solche Versuche mit *Helianthus* gegen 50 vorgenommen. Es dauerte nämlich lange, ehe ich zu einwandfreien Resultaten gelangen konnte. Ich erhielt wohl oftmals Zuwachs, oftmals erhielt ich aber auch keinen. Ich wußte erst lange nicht, worauf ich das schieben sollte. Erst als ich, nach dem Vorgange Nabokichs, der Temperatur eine erhöhte Beachtung zuwandte, kam ich zu den erwünschten Ergebnissen. Erst bei einer Temperatur von ca. 25 Grad erlangte ich ein deutliches allgemein einen mm überschreitendes Wachstum der Keimlingsabschnitte. Dort war das durchschnittliche Wachstum 3—4 mm.

Natürlich wurde auch der Angabe von Nabokich, daß Zucker das Wachstum der Keimlingsabschnitte von *Helianthus* ganz erheblich begünstigte, eingehend gedacht. Es ließ sich denn auch ermitteln, daß in Übereinstimmung mit den Angaben dieses Autors, Traubenzucker in 0,5—1-proz. Lösungen einen außerordentlich fördernden Einfluß auf das Wachstum hatte. Schon bei Zimmertemperatur kam es in Zuckerlösungen zu Zuwächsen von 3—7 mm und die Kulturen bei 25 Grad zeigten solche von 4,3—5,7 im Durchschnitt.

Daß es sich bei solchen Zuwächsen etwa um methodische oder Ablesungsfehler handelte, ist natürlich ausgeschlossen. Daß noch Sauerstoff zurückgeblieben war, ist nach Auspumpen mit der Ölpumpe in Versuch 10 auch nicht anzunehmen. Wir werden

also zu der Annahme gezwungen, daß *Helianthus annuus* in reinem Wasser geringe, in Zuckerlösung aber ganz erhebliche Zuwächse ohne Sauerstoff auszuführen imstande ist. Diesen Zuwächsen ist allerdings ein sehr baldiges Ziel gesetzt, da alle Keimlinge spätestens am 2. Tage nach Versuchsbeginn im sauerstofffreien Raume abstarben. Auch sind die Zuwächse an Intensität mit den Zuwächsen in freier Luft gar nicht zu vergleichen.

Übereinstimmend mit Nabokich fand ich weiterhin auch *Zea Mays* in einigen Versuchen im sauerstofffreien Raume gut wachsend (vgl. Protokoll 11 und 12). Die Zuwächse waren auch hier in Traubenzuckerlösung recht deutlich, während ich in reinem Leitungswasser nur unbefriedigende Resultate erhielt.

Auch für *Glyceria fluitans* konnte auf diese Weise Wachstum festgestellt werden, indessen nicht in allen Fällen. Worauf diese Differenz beruht, weiß ich nicht anzugeben (Vers. 13 und 14).

Soweit ich indessen dann andere Pflanzen untersuchte, sei es in Wasser oder in Traubenzuckerlösung, konnte ich kein Wachstum feststellen. Ich untersuchte *Vicia Faba*, *Lupinus albus*, *Brassica napus*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum*, *Cucurbita*, nirgends auch nur das geringste Wachtum unter den Nabokichschen Versuchsbedingungen. Ich habe die Versuche so oft wiederholt, daß kaum anzunehmen ist, daß bei den angewendeten Versuchspflanzen doch noch unter ähnlichen Bedingungen Wachstum im sauerstofffreien Raume gefunden werden könnte. Auch betonte ich ja schon in meinem eingangs erwähnten Referat, daß auch die Untersuchungen Nabokichs keine weiteren übereinstimmend erheblich wachsenden Pflanzen hatten zutage fördern können. Der schon in einer seiner ersten Publikationen (4) gesperrt gedruckte Satz: Die Wachstumsprozesse hören bei den meisten Pflanzen im sauerstofffreien Raume nicht auf, stützt sich auf 4—5 Arten, zu denen im Laufe der jahrelangen Untersuchungen kaum neue gekommen sind.

Wir werden also, wie ich schon dort ausführte, von einem allen Pflanzen zukommenden Vermögen, ohne Sauerstoff zu wachsen, z. Z. noch keineswegs sprechen können, viel eher die Fälle, die sich als positiv erwiesen haben, als Ausnahmen registrieren müssen.

Wir kommen nun aber zu der zweiten Frage. Müssen wir wenigstens für *Helianthus*, *Zea* und *Glyceria fluitans* ein Wachstum völlig ohne Sauerstoff nach den bisherigen Versuchen als gesichert annehmen? Wir müssen diese Frage wohl einwandfrei bejahen. Nach so intensiver Entfernung des Sauerstoffes, wie sie von

Tabelle der nach Nabokich angestellten Versuche.

Versuch	In Stunden	Durchschnittlicher Zuwachs		Zahl der Exemplare
		0,5—1 % Glukose	Wasser	
		Helianthus annuus.		
1	46½	2,1 mm	—	
2	45	3 „	—	5
3	45	7,1 „	0,7 mm	je 5
4	70	1,6 „	—	5
5	70	0,6 „	—	4
6	50	—	0,4 mm	5
7	48	8 „	—	7
		Bei 25° C:		
8	48	5,7 mm	4,0	je 10
9	48	4,3 „	3,5 mm	je 10
		Mit der Ölpumpe:		
10	50	1,2 mm	0,5 mm	je 6
		Zea Mays.		
11	48	1,8 mm		10
12	48	1,4 „		10
		Glyceria fluitans.		
13	120	4,5 mm		10
14	72	9,0 „		10

Nabokich betrieben wurde und wie sie auch von mir in einigen Fällen angewandt wurde, kann man wohl von einem Zurückbleiben von Sauerstoffspuren nicht mehr sprechen. Ganz besonders aber wäre die von Nabokich mehrfach in den Vordergrund gestellte Tatsache, daß die *Helianthus*-Keimlinge nicht gleich nach Evakuierung ihr energischstes Wachstum zeigen, sondern erst einige Zeit später, als Stütze für das zeitweise anaerobe Wachstum dieser Pflanze anzuführen. Denn wenn auch geringe Spuren von Sauerstoff zurückblieben, so würden diese sicher so bald aufgeatmet sein, wie jeder sich leicht durch Rechnung überzeugen könnte, daß sie nicht nach einem Tage noch ein Wachstum der Keimlinge erlaubten. Wir können zur Stütze dieser Annahme auch die Versuche von Stich mit heranziehen, nach welchen die Atmung auch bei ganz niederem Sauerstoffgehalt noch in ziemlich unverminderter Weise und Intensität vonstatten geht. Auch die schon oben, S. 79 angeführten Beobachtungen über Wurzelwachstum im sauerstofffreien Raum von Godlewski bestätigen die Nabokichsche Auffassung.

Auffällig ist hiernach, daß im Wielerschen Apparat die *Helianthus*-Keimlinge wie auch diejenigen anderer Pflanzen ihr Wachstum nach und nach einstellen und nicht wenigstens *Helianthus*, wie bei Nabokich, noch ein Wiederansteigen der Wachstumskurve im sauerstofffreien Raume zeigt. Es erklärt sich das aber wohl zwanglos dadurch, daß in den zur Verwendung gelangten Apparaten nach Wieler sich wohl immer noch genügende Sauerstoffspuren vorfinden, welche das Wachstum von Pflanzen wie *Helianthus* noch einige Zeit unterhalten können. Erst nach und nach tritt das anaerobe Wachstum hinzu, welches dann zu unbedeutend ist, um ein Wiederansteigen der abfallenden Intensitätskurve zu veranlassen.

Es entsteht nun die Frage, wie wir uns dieses anaerobe Wachstum erklären sollen. Das nächstliegende ist da sicher, anzunehmen, daß die intramolekulare Atmung die Energie zum Wachstum liefert, was auch von Nabokich getan wird. Diese Annahme wird unterstützt durch die Versuchsergebnisse, daß Zucker das Wachstum von *Helianthus* und *Zea Mays* im sauerstofffreien Raume verstärkt und daß Samen von Erbsen und Lupinen in Zuckerlösung im sauerstofffreien Raume keimen sollen (vgl. die oben zitierten Versuche Godlewskis). Wir werden in dieser unserer Auffassung indessen wieder etwas zweifelhaft, wenn wir uns der Versuchsergebnisse erinnern, daß so stark intramolekular atmende Pflanzen, wie *Vicia Faba, Pisum sativum* usw. nicht oder nur wenig zum Wachstum im sauerstofffreien Raume zu bringen waren.

Wir können also, das ist sicher, keineswegs eine direkte Parallele zwischen intramolekularer Atmung und der Möglichkeit des anaeroben Wachstums konstruieren. Pflanzen mit energischer intramolekularer Atmung bringen es nicht zu geringen Spuren von anaerobem Wachstum, auf keine der angestellten Versuchsweisen, andere, von deren intramolekularer Atmungsleistung nichts Besonderes bekannt ist, wachsen einige Zeit anaerob.

Wollten wir nun einmal kurz erörtern, welche Erklärungsmöglichkeiten für dieses auffällige Verhalten vorliegen, so kämen wir zu den folgenden 4 Gesichtspunkten:

1. Die bisherigen Untersuchungsmethoden sind nicht ausreichend, um den nicht als wachstumsfähig befundenen Pflanzen das Wachstum zu ermöglichen.

2. Es treten bei Pflanzen mit sehr starker intramolekularer Atmung Stoffe auf, welche wachstumshemmend wirken.

3. Das Wachstum hat mit intramolekularer Atmung überhaupt nichts zu tun.

4. Das intramolekulare Atmungsvermögen hängt nicht direkt mit dem anaeroben Wachstumsvermögen zusammen.

Wir wollen diese 4 Möglichkeiten nun einmal etwas eingehender betrachten.

Was den ersten Punkt anbetrifft, so zeigen ja meine Untersuchungen im Wielerschen Apparat zuerst ganz im allgemeinen, daß die benützten Pflanzen durch den Aufenthalt im Untersuchungsraume nicht geschädigt wurden, da sie nach dem Versuche immer vorzüglich weiter wuchsen, wenn derselbe nicht zu lange ausgedehnt wurde. Auch ergaben die Messungen, daß die Pflanzen während der Dauer des ganzen Versuches in dem Zustand des Turgors erhalten wurden, welcher sich bei ihnen im Momente der ersten Messung beobachten ließ. Sonst müßten die Pflanzen ja kleiner geworden sein (Nabokich, 4, S. 253). Das war ganz dasselbe für Pflanzen mit hoher intramolekularer Atmung, wie *Faba*, als für solche mit schwacher intramolekularer Atmung, wie *Brassica*, *Zinnia* usw. Da sämtliche Versuchspflanzen hier, abgesehen vom Luftentzug, unter ganz normalen Bedingungen lebten, hat man ganz und gar keine Berechtigung anzunehmen, daß die Versuchsanstellung gerade Pflanzen mit starker intramolekularer Atmung schädigen sollte, andere aber nicht.

Nabokich betont nun wiederholt, daß die Art und Weise der Ernährung dafür verantwortlich zu machen sei, ob eine phanerogame Pflanze anaerob leben könne oder nicht. Die Parallelen unter den niederen Organismen, von denen es ja hinreichend bekannt ist, daß sie oftmals je nach der Ernährung aerob oder anaerob leben und wachsen können, ebenso wie das gesteigerte Wachstum von *Helianthus* bei Zuckergaben sprechen hierbei ja stark für seine Anschauung (vergl. auch die oben zitierten Versuchsergebnisse Godlewskis). Einmal aber ist die Rolle des Zuckers als direkter Energielieferer bei *Helianthus* noch keineswegs unerschütterlich festgestellt. Die Wirkung des Zuckers kann ja schließlich auch noch irgend welcher anderer Art sein. Sagt doch Nabokich, so energisch er auch in seinen früheren Arbeiten die Auffassung vertreten hatte, daß der Zucker nur Energielieferer sei, in seiner letzten Publikation (S. 166): „Schließlich sei darauf hingewiesen, daß auch eine seitens des vergorenen Stoffes dem Wachstum zu teil werdende Förderung an sich noch nicht den Schluß gestattet, daß die Rolle des Zuckers im anaeroben Wachstum der höheren Pflanzen ausschließlich auf seine Anteilnahme an der alkoholischen

Gärung beschränkt sei.“ Aber auch wenn bei *Helianthus* die aus dem Zucker gewonnene Energie wirklich in Wachstumsenergie umgesetzt würde, derart, daß nun das Wachstum um einige mm weiter geht, so wird doch eben bei *Faba*, *Pisum* usw. dies nicht oder nur in ganz außerordentlich geringem Maße getan. Wenigstens ist es weder Nabokich noch mir trotz zahlreicher zu diesem Zwecke angestellter Versuche gelungen, hier ein nur einigermaßen ergiebiges Wachstum zu erzielen. Daß andere Methoden uns aber in dieser Beziehung andere Resultate bringen werden, dafür fehlt bisher eben noch jeder Anhalt.

Übrigens kann ich den Einwand Nabokichs, daß im Wielerschen Apparate unter so ungünstigen Ernährungsverhältnissen gearbeitet würde, keineswegs im vollen Umfange gelten lassen. Meine zu den Versuchen verwendeten Keimlinge von *Faba*, *Pisum* usw. wurden zu einer Zeit benützt, wo die in den Samen aufgespeicherten Reservestoffe noch bei weitem nicht aufgezehrt waren. Die Keimlinge hätten in völlig etioliertem Zustande und einfach in Sägespänen bei O-Zutritt erzogen noch lange Zeit wachsen können[1]. Nun haben es aber die Untersuchungen von Godlewski und Polzeniusz (1901, S. 251—52) im höchsten Maße wahrscheinlich gemacht, daß die Reservestärke auch im anaeroben Leben veratmet wird, daß also auch den im Wielerschen Apparat erzogenen Pflanzen die nötige Nahrungsquelle für ihre Betriebsenergie zu Gebote steht. Die genannten Autoren zeigten nämlich, daß z. B. bei einem 49 Tage dauernden Versuche mit *Pisum* unter Beobachtung strengster Anaerobiose und Sterilität „bei der Bildung von 0,4158 g Alkohol und 0,5233 g Kohlensäure die Stärkemenge der Samen um 0,8521 g abgenommen hat. Ist nun der Chemismus der Alkoholbildung bei den Erbsen derselbe, wie bei dem Hefepilze, so muß angenommen werden, daß diese 0,8521 g Stärke, bevor sie einer Gärung unterlag, zunächst verzuckert werden mußte. Nun wird jetzt in der Pflanzenphysiologie allgemein angenommen, daß die Verzuckerung der Stärke in den pflanzlichen Zellen immer durch Diastase vermittelt wird; gilt diese Regel auch für den vorliegenden Fall, so muß eine der beiden Alternativen angenommen werden; entweder gab es von Haus aus in den gereiften ruhenden Erbsensamen so viel Diastase, daß dieselbe mehr als die Hälfte ihrer Reservestärke zu verzuckern

1) Vgl. dazu die Ergebnisse der letzthin erschienenen Arbeit von E. C. Miller, A physiological Study of the Germination of *Helianthus annuus* in Annals of Botany, 1910, Vol. 24, p. 693—726.

imstande war, oder diese Diastase hat sich erst während des Versuches, also ohne Sauerstoffzutritt gebildet. Da die erste dieser Voraussetzungen kaum möglich zu sein scheint, so muß die zweite angenommen werden. Man muß demnach annehmen, daß die Diastase auch bei vollkommenem Luftabschluß in den Pflanzen sich bilden und ihre Wirkung auf die Stärke ausüben kann."

Berücksichtigen wir also zuerst die eben erwähnte Ernährungsmöglichkeit und bedenken wir weiter noch einmal, daß für die nötige Wasserzufuhr in allen Versuchen gesorgt war, so dürfte das Urteil, welches Nabokich über Versuche im Wielerschen Apparate fällt, daß es nicht schwer sei, „mit hungernden Pflanzen, denen noch dazu das Wasser entzogen ist" (1, S. 278) negative Resultate zu erhalten, zum mindesten für unsere Versuche nicht mehr gelten. Und dennoch war das Ergebnis für unsere hier genannten Pflanzen, wie *Faba, Pisum* usw. ebenfalls ein negatives.

Aus der Kritik der Untersuchungsmethoden kann ich also z. Z. noch ganz und gar keinen Anhalt für die Behauptung finden, daß die Fähigkeit, ohne freien Sauerstoff zu wachsen, eine allen oder doch den meisten höheren Pflanzen eigentümliche ist, ebensowenig wie ich daraus erkennen könnte, wieso in unseren Kulturen Pflanzen mit starker intramolekularer Atmung nicht, andere aber einige Zeit wachsen.

Schreiten wir nun zur Erörterung des zweiten Punktes. Nabokich nimmt als das sauerstofffreie Wachstum hemmenden Faktor von Anfang an gewisse Stoffe an. So war er zuerst der Meinung, daß der bei der intramolekularen Atmung gebildete Äthylalkohol eventuell das weitere Wachstum hemmen könnte. Er hat aber selbst gezeigt, daß das ganz und gar nicht der Fall sein kann, da viel größere Mengen Alkohols, als auch von stark intramolekular atmenden Pflanzen gebildet werden, nicht schädigend wirken (1903, S. 321; 1909, S. 168). Im Gegenteil glaubt jetzt Nabokich auf Grund seiner Versuche annehmen zu sollen, daß der bei dem intramolekularen Atmungsprozeß gebildete Alkohol stimulierend auf das Wachstum einwirke.

Daß der Gehalt an Kohlensäure das Aufhören des Wachstums bezw. den Tod hervorrufen könnte, wird dadurch ausgeschlossen, daß ja auch bei völliger Absorption dieses Gases durch KOH die Verhältnisse nicht anders lagen.

Es wäre nun noch der Möglichkeit zu gedenken, daß gewisse Nebenprodukte des anaeroben Stoffwechsels die Hemmung bei den

stark intramolekular atmenden Pflanzen verursachten. Von diesen Nebenprodukten wissen wir aber derzeit noch gar nichts Näheres. Die Untersuchungen von Godlewski und Polzeniusz aber lassen erkennen (S. 243), daß diese Nebenprodukte offenbar nur in sehr untergeordneter Menge vorhanden sein können. Es ist natürlich trotzdem nicht ausgeschlossen, daß sie als wachstumshemmender Faktor eine gewisse Rolle spielen, wir haben aber keinen weiteren Anhalt dafür. Keinesfalls dürften diese Stoffe aber für das momentane Stillstehen des Wachstums, wie es sich für einige Versuchspflanzen nach dem Sauerstoffentzug ergab, verantwortlich gemacht werden können.

Wenn man aber (3) annehmen will, daß das Wachstum unter den angestellten Versuchsbedingungen nichts mit intramolekularer Atmung zu tun hat, muß man entweder die Ansicht vertreten, daß die letzten Sauerstoffspuren doch noch nicht genügend beseitigt worden wären, oder aber daß während des Lebens an der Luft Energie in irgend einer Weise gespeichert würde, daß sie dann im anaeroben Leben zur Verwendung käme. Den ersten Standpunkt können wir nach dem obigen heute nicht mehr vertreten, die zweite Vorstellung führte aber auch kaum zu einer anderen Konsequenz, als einer Form von intramolekularer Atmung oder Spaltung. Wir werden also wohl auch diesen Weg zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens der Pflanzen nicht beschreiten können.

Es bleibt uns also vorläufig nur die 4. Möglichkeit. Da es Pflanzen gibt, welche trotz starker intramolekularer Atmung nicht anaerob zu wachsen imstande sind, andere, welche trotz nur schwacher intramolekularer Atmung eine Zeitlang ohne Sauerstoff wachsen, muß die Fähigkeit ohne Sauerstoff zu wachsen, in der spezifischen Veranlagung der einzelnen Pflanze zu suchen sein und zwar eben unabhängig von der Veranlagung stark intramolekular zu atmen. Das ist uns ja auch ganz und gar nichts Neues. Es gibt ja niedere Organismen genug, welche intramolekular atmen oder gären und trotzdem nicht anaerob zu wachsen imstande sind. Um nur ein Beispiel anzuführen. Brefeld zeigte, daß *Mucor stolonifer* und *Mucedo,* trotz doch offenbarer, wenn auch nicht starker Veranlagung zur Gärung, nicht anaerob wachsen können. Wie aber hier die anaerobe Wachstumsfähigkeit keineswegs immer mit der Gärfähigkeit verbunden ist, so dürfte dasselbe eben auch bei den höheren Pflanzen der Fall sein. Auf ein derartiges spezifisch verschiedenes Verhalten dem Sauerstoffentzug gegenüber haben ja übrigens Pfeffer in seiner Physiologie wie auch Correns mehrfach hingewiesen.

Wollen wir nun nach dem bisher Mitgeteilten die Stellung der höheren Pflanzen zur Anaerobiose noch einmal kurz im Zusammenhange mit den auch für die übrigen Organismen bekannten diesbezüglichen Tatsachen erörtern, so kommen wir ungefähr zu folgendem Ergebnis.

Für die niederen Organismen, wie Bakterien, Schimmelpilze, Hefen usw. ist es ja seit den Tagen Pasteurs und seiner Nachfolger eine bekannte Tatsache, daß beinahe jeder dieser Organismen in einem bestimmten anderen Verhältnis zum Sauerstoff steht. Für jede Bakterie, jeden Schimmelpilz gibt es eine bestimmte Sauerstoffkonzentration, in der er, ceteris paribus, am besten zu existieren vermag. Manche Bakterien gehen schon nach kürzestem Sauerstoffentzug zugrunde, andere vertragen nicht die geringsten Spuren von Sauerstoff. Dazwischen liegen nun alle Übergänge temporärer Anaerobiosen, die oftmals beeinflußt sind durch das zur Gärung dargebotene Material. Dabei sind, wie ich schon oben hervorhob, auch unter den niederen Organismen keineswegs alle gärfähigen Organismen auch wachstumsfähig.

Gehen wir dann weiter zu den höheren Pflanzen, so ist die Sache im Prinzip nicht anders. Auch hier eine spezifische verschiedene Stellung dem Sauerstoffentzug gegenüber. Soweit wir bisher wissen, ist wohl die Mehrzahl streng aerob, d. h. ihre Lebensäußerungen sind dauernd an den Sauerstoff gebunden. An diese schließen sich einzelne Arten an, welche die oder jene Funktion vorübergehend auch ohne Sauerstoff auszuüben imstande sind, wie z. B. nach Ritter die Charen, deren Strömung auch ohne Sauerstoff weiter vonstatten geht, oder Drosera, in deren Tentakeln auch unter Sauerstoffentzug nach Correns noch Reizungen auslösbar sind. Desgleichen finden bei verschiedenen Pflanzen im sauerstofffreien Raume nach Nabokich noch Kernteilungen statt und endlich lernten wir einige Pflanzen kennen, welche nach Sauerstoffentzug noch eine gewisse Zeit hindurch in geringem Maße Wachstumserscheinungen aufrecht erhalten. Was schon Pfeffer in Physiologie 1, S. 581 zusammenfassend ausgesprochen hat, daß auch bei höheren Pflanzen Wachstums- und Bewegungsvorgänge die vollständige Sauerstoffentziehung eine Zeitlang überdauern können, wird also durch eine Reihe weiterer Beispiele belegt. Dabei müssen wir uns aber immer vergegenwärtigen, daß die bisher bekannten anaeroben Lebenserscheinungen, sowohl was Intensität als was Dauer anbetrifft, sich mit den meisten auch nur fakultativen Anaeroben

der niederen Klassen in keiner Weise messen können. Die Parallele im Verhalten zu den niedrigen Organismen wird aber verstärkt dadurch, daß auch die gebotene Ernährung die Intensität der anaeroben Lebensfunktionen beeinflußt, daß also Zucker die Wachstumsfähigkeit im anaeroben Leben bei einigen Arten erhöht.

Wir sind aber keineswegs berechtigt anzunehmen, daß nun etwa alle höheren Pflanzen die Fähigkeit besitzen, unter gewissen Bedingungen auch ohne Sauerstoff eine Zeitlang ihre Lebensfunktionen, und im besonderen das Wachstum auszuüben. Wir lernten Pflanzen kennen, bei denen schon ziemlich früh bei Sauerstoffentzug das Wachstum sistiert wurde (*Brassica*, *Zinnia* u. a.), wir lernten solche kennen, welche trotz starker intramolekularer Atmung nicht anaerob wuchsen, und können also in jeder Weise im prinzipiellen Verhalten eine Übereinstimmung mit den bisher bekannten Tatsachen für die übrigen Organismen auch bei den höheren Pflanzen hinsichtlich ihres Verhaltens zum Sauerstoffentzug feststellen.

Literatur-Verzeichnis.

1. Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora, 1892, S. 144.
2. Godlewski und Polzeniusz, Über die intramolekulare Atmung von ins Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung. Bulletin d. l'acad. d. sc. d. Cracovie, 1901, S. 227—276.
3. Godlewski, E. (senior), Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der intramolekularen Atmung der Pflanzen. Ebenda, 1904, S. 115—158.
4. Nabokich, A., Über anaerobes Wachstum der Wurzeln. Zeitschr. f. Experimental-Agronomie, 1900, Heft VI.
5. — Wie die Fähigkeit der höheren Pflanzen zum anaeroben Wachstum zu beweisen ist. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 19, 1901, S. 222—236.
6. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 13, 1903, S. 272—332.
7. — Temporäre Anaerobiose höherer Pflanzen. Landw. Jahrbücher, 1909, Bd. 38,
8. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. 1, 1897, S. 522, 581; Bd. 2, 1904, S. 131.
9. Ritter, Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora, 1898, Bd. 86, S. 329—360.
10. Stich, Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung. Flora, Bd. 74, 1891, S. 1—57.
11. Wieler, A., Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen, 1883, Bd. 1, S. 189—232.
12. — Wachstum ohne Sauerstoff. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 13, 1903, S. 431—436.

Beiträge zur Kenntnis der Physiologie von Spirophyllum ferrugineum Ellis, einem typischen Eisenbakterium.

Von

Rudolf Lieske.

Mit 2 Textfiguren.

Bei meinen Untersuchungen im Botanischen Instiut der Universität Leipzig fielen mir im Februar 1909 an eisernen Röhren in den Wasserbassins der Gewächshäuser große Rostanhäufungen auf. Die mikroskopische Untersuchung derselben ergab, daß es sich um große Kolonien von Eisenbakterien handelte, die mit bloßem Auge von auf rein chemischem Wege gebildeten Eisenoxydhydrat kaum unterschieden werden können, während im mikroskopischen Bilde nur die eisenhaltigen Bakterienfäden zu erkennen sind. Die wenigen und sich vielfach widersprechenden Angaben der Literatur über die Physiologie der Eisenbakterien weckten mein Interesse für weitere Untersuchungen. Nachdem es mir nach vielen vergeblichen Bemühungen gelungen war, den erwähnten Organismus zu kultivieren, begann ich die Physiologie der Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Eisensalzen näher zu untersuchen. Es zeigte sich aber sehr bald, daß die als „Eisenbakterien" bezeichneten Organismen nicht nur morphologisch sehr verschieden sind, sondern auch in ihrem physiologischen Verhalten wesentlich voneinander abweichen. Ich muß daher schon hier betonen, daß die Resultate meiner mit einer Art angestellten Versuche nicht ohne weiteres für andere Arten von Eisenbakterien gelten.

Spirophyllum ferrugineum Ellis und *Gallionella ferruginea* Ehrenberg.

Im Jahre 1897 beschrieb Ellis (1) einen von ihm in England entdeckten Organismus, der die typischen Eigenschaften der Eisen-

bakterien zeigte. Derselbe war anscheinend schon lange bekannt, wurde aber, wie aus der Literatur ersichtlich ist, immer für identisch mit *Gallionella ferruginea* Ehrenberg gehalten, trotzdem er sich wesentlich von der typischen Form der *Gallionella* unterscheidet. Da der von mir rein kultivierte Organismus in allen wesentlichen Punkten mit der von Ellis beschriebenen Bakterienart übereinstimmt, behalte ich zunächst den Namen *Spirophyllum ferrugineum* bei und gebe im folgenden eine genaue Beschreibung desselben.

Spirophyllum ferrugineum Ellis bildet sehr lange, flache Bänder, die schraubenförmig um ihre Längsachse gedreht sind. Sie besitzen eine gewisse Ähnlichkeit mit einem gedrehten Baumwollhaar. Die Breite der ausgewachsenen Bänder beträgt in den meisten Fällen 2—5 μ, ganz junge Individuen dagegen sind so fein und durchsichtig, daß sie unter dem Mikroskop auch bei Anwendung von Ölimmersion ($^1/_{12}$ Zoll resp. 2 mm Apochromat) schwer zu erkennen sind. Sie besitzen annähernd den Brechungskoeffizienten des Wassers. Irgend eine Differenzierung der *Spirophyllum*-Fäden habe ich nicht wahrnehmen können. Alle Färbungsversuche versagten. Ältere Exemplare lassen sich etwas mit Methylenblau färben, ohne daß hierdurch etwas erreicht wird.

Ellis nimmt an, daß die jüngsten Fäden flache Bänder darstellen, die sich erst in einer weiteren Entwicklungsstufe spiralig drehen. Ich bemerke hierzu, daß man in allen Altersstufen mehr oder weniger stark gedrehte Fäden findet, und daß zuweilen selbst ganz alte, stark eisenhaltige Fäden nur wenige Windungen aufweisen. Ich habe an den feinsten Fäden aus ganz jungen Kulturen die Drehung stets deutlich beobachtet. Meiner Ansicht nach wachsen die Fäden von allem Anfang an in den charakteristischen Drehungen.

Zu einer anderen Ansicht als Ellis bin ich auch in bezug auf die Länge der *Spirophyllum*-Fäden gekommen. Sobald die Fäden das erste Wachstumsstadium überwunden haben, sind sie außerordentlich leicht zerbrechlich. Selbst bei allergrößter Sorgfalt bekommt man bei einem mit Deckglas versehenen Präparat immer nur eine Anzahl mehr oder weniger lange Bruchstücke. Ellis spricht in seiner Arbeit von „Individuen“, die 15 und mehr vollständige Windungen aufweisen, während wieder andere kaum eine halbe Windung besitzen. Wenn man bei der Herstellung eines Präparates von nicht zu altem, wenig eisenhaltigem *Spirophyllum*

sorgfältig darauf achtet, daß das Deckglas vorsichtig von oben ohne die geringste seitliche Verschiebung aufgelegt wird, kann man ohne weiteres Fäden erhalten, die durch das ganze Gesichtsfeld gehen und an denen man 50 und mehr Windungen zählen kann.

Bei genauer Untersuchung des Materials findet man oft Fadenbruchstücke, die eine Verzweigung aufweisen. Es handelt sich hier wahrscheinlich um eine falsche Dichotomie wie bei *Cladothrix dichotoma* oder *Clonothrix fusca.* Die Verzweigung von *Spirophyllum* ist deshalb etwas schwierig zu beobachten, weil die sehr spröden Fäden besonders an der Verzweigungsstelle leicht zerbrechen.

Die Vermehrung von *Spirophyllum* vollzieht sich in der Hauptsache wohl dadurch, daß die älteren Fäden in kleine Stücke zerfallen, die dann wieder zu neuen Individuen auswachsen. Ellis will eine Conidienbildung wie bei *Leptothrix ochracea* beobachtet haben. Diese Beobachtung zu bestätigen habe ich keine Gelegenheit gehabt, ebenso wie Molisch, der sich speziell mit der Kultur von *Leptothrix* befaßte, die von Ellis beschriebene Conidienbildung dieses Organismus nicht beobachten konnte.

Die *Spirophyllum*-Fäden haben je nach dem Ort, an dem die Kolonie gewachsen ist, ein verschiedenes Aussehen. Die Kolonien bilden auf metallischem Eisen, z. B. in eisernen Leitungsröhren, große, kompakte Höcker von dunkel rostbrauner Farbe. Die einzelnen Fäden einer solchen Kolonie sind stark gedreht und ziemlich breit, nach kurzer Zeit sehr stark eisenhaltig. Es sei hier besonders betont, daß alle anderen Eisenbakterien in dieser Weise auf metallischem Eisen keine Kolonien bilden. Anders sehen die Kolonien von *Spirophyllum* aus, die in schwach Eisenoxydulkarbonat-haltigem Wasser ohne metallisches Eisen gewachsen sind. Diese bilden hellgelbe Flocken, schwimmen frei im Wasser, die einzelnen Fäden wachsen ganz locker durcheinander, zeigen auch nach längerem Wachstum keine so starke Eisenspeicherung und sind meist weniger stark gedreht. Im allgemeinen sind *Spirophyllum*-Fäden, die auf metallischem Eisen gewachsen sind, etwas breiter und stärker als andere.

Spirophyllum ist in dem von mir untersuchten Gebiet mindestens ebenso verbreitet wie *Leptothrix.* Es findet sich aber meist nicht mit *Leptothrix* gemischt, sondern gewöhnlich ohne andere Eisenbakterien. Namentlich im Frühjahr nach der Schneeschmelze kann man es sehr häufig in Gräben und Lachen finden. Ich habe wiederholt derartige Gewässer untersucht, in denen die Kolonien

besonders gut gediehen, und habe gewöhnlich keinen besonders hohen Eisengehalt des Wassers feststellen können, trotzdem die Bakterien reichlich Eisen gespeichert enthielten. Im Gegensatz hierzu findet man *Leptothrix ochracea* meist in stärker eisenhaltigen Wässern. Das Leitungswasser der Stadt Leipzig enthält immer *Spirophyllum.*

Es wäre nun die Frage zu entscheiden, ob *Spirophyllum* und *Gallionella* zwei verschiedene Organismen sind oder ob sie nur verschiedene Wachstumsformen ein und desselben Organismus darstellen. Die Frage wurde zum ersten Male in der Literatur von Molisch (2) erörtert. Er läßt dieselbe unentschieden und führt für *Spirophyllum* provisorisch den Namen *Gallionella feruginea* var. *lata* ein.

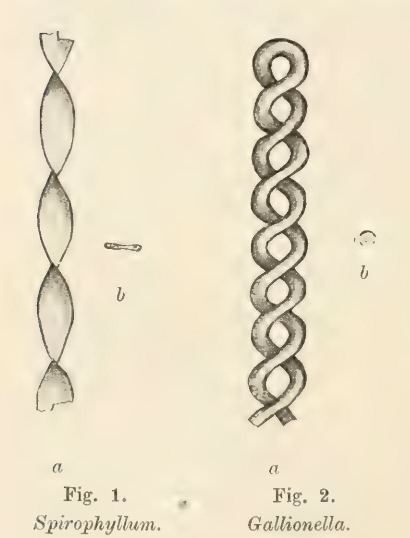


Fig. 1. *Spirophyllum.* Fig. 2. *Gallionella.*

Eine nähere Betrachtung der beiden Formen dürfte hier angebracht sein. Die nebenstehenden Figuren sind nach typischen Fadenbruchstücken (Ölimmersion $^1/_{12}$ Zoll) unter Einhaltung der natürlichen Größenverhältnisse gezeichnet. Fig. 1*a* stellt einen *Spirophyllum*-Faden, Fig. 2*a* einen *Gallionella*-Faden dar. 1*b* und 2*b* sind die entsprechenden Querschnitte.

Gallionella besteht aus einem zylindrischen Faden, der in den meisten Fällen in der Mitte umgebogen ist, wobei die beiden freien Enden sich spiralig umeinander drehen. *Spirophyllum* stellt ein flaches Band dar, das um seine eigene Längsachse gedreht ist. Beide Formen unterscheiden sich hauptsächlich durch folgende Merkmale:

1. *Spirophyllum*-Fäden sind stets bandförmig und haben einen entsprechenden Querschnitt (vgl. Fig. 2*b*). *Gallionella*-Fäden sind zylindrisch und auf dem Querschnitt kreisrund.

2. Ich habe nie beobachtet, daß ein *Spirophyllum*-Faden sich in der Mitte umbiegt, und daß die beiden freien Enden sich spiralig umeinander drehen, was bei *Gallionella* die Regel ist.

3. *Spirophyllum*-Fäden sind um ihre eigene Längsachse gedreht, *Gallionella*-Fäden drehen sich spiralig um eine außerhalb des Fadens liegende Achse.

4. *Spirophyllum*-Fäden sind im allgemeinen weit länger als *Gallionella*-Fäden.

Gemeinsam haben beide Formen nur, daß sie eisenspeichernde Organismen sind, bei denen eine Differenzierung in einzelne Zellen mit den bisher angewendeten Hilfsmitteln nicht zu erkenen ist.

In der Natur gedeihen beide Formen anscheinend unter denselben Wachstumsverhältnissen. Im September 1910 untersuchte ich bei meinem Aufenthalt in Karlsbad von einer Stelle entnommenes Material aus der dortigen Eisenquelle. Die Bakterienmasse bestand zum größten Teil aus *Gallionella,* zu einem geringen Teil aus *Spirophyllum.* In *Gallionella*-Material, das ich aus Berlin zugeschickt erhielt, konnte ich mikroskopisch *Spirophyllum* nicht nachweisen.

Eine Übergangsform von *Gallionella* zu *Spirophyllum* habe ich bei meinen ausgedehnten Untersuchungen nicht entdecken können. Da der Querschnitt von *Gallionella* kreisrund ist und der von *Spirophyllum* flach gedrückt, so müßte meiner Ansicht nach eine Übergangsform einen elliptischen Querschnitt haben, auch müßte man sie an der Art der Drehung erkennen können. Ich habe dergleichen nie wahrgenommen. Die Breite der *Spirophyllum*-Fäden variiert etwas, in demselben Maße wie die Breite abnimmt, ist aber dann auch die Dicke der Fäden geringer, die Form des Querschnittes ändert sich im Vergleich zu breiteren Fäden nicht.

Die typische *Gallionella* zu kultivieren, ist mir nicht gelungen. Von dem mir aus Berlin zugegangenen *Gallionella*-Material impfte ich 10 Kolben, die nach der von mir für die Kultur von *Spirophyllum* angewendten Methode angesetzt waren. In 8 von diesen trat kein Wachstum ein, in 2 trat *Spirophyllum* auf. Aus dieser Kultur einen sicheren Schluß zu ziehen, ist jedoch nicht möglich, da das zum Impfen angewandte Material nicht rein war. Bei meinen Versuchen trat in Rohkulturen, die nach der erwähnten Art angesetzt waren, sehr häufig *Spirophyllum* von selbst auf. Warum in den übrigen 8 Kulturen kein Wachstum eintrat, ist für den Fall, daß *Spirophyllum* und *Gallionella* identisch sind, allerdings nicht ersichtlich. Das Impfmaterial war entschieden lebensfähig.

In den Kulturen, mit denen ich die im folgenden beschriebenen Untersuchungen ausführte, war immer nur die typische *Spirophyllum*-Form vorhanden.

Es liegt also für mich kein Grund vor, *Gallionella* und *Spirophyllum* für verschiedene Wachstumsformen desselben Organismus anzusehen. Ich kann aber auch nicht beweisen, daß es sich um zwei verschiedene Arten handelt. Auf Grund der vorstehenden Ausführungen behalte ich in meiner Arbeit für den von mir kultivierten Organismus den Namen *Spirophyllum ferrugineum* Ellis bei, ohne aber damit sagen zu wollen, daß es sich nicht event. nur um eine Wachstumsform von *Gallionella ferruginea* Ehrenberg handeln könnte. Die systematische Stellung des erwähnten Organismus ist für die im folgenden beschriebenen physiologischen Versuche übrigens kaum von Bedeutung.

Über die Morphologie von *Gallionella* finden sich in der Literatur Angaben bei Adler (1), Ellis (2), Lafar (1), Migula (1), Molisch (1) und Schorler (2). Angaben über die Morphologie anderer Eisenbakterien finden sich hauptsächlich bei Cohn (1), Ellis (3) (5), Jackson (1), Lafar (2), Molisch (1) (4), Schorler (1), Winogradsky (1) und Zopf (1).

Die bisher in der Literatur erschienenen Arbeiten über die Physiologie der Eisenbakterien.

Trotzdem die Eisenbakterien in der Natur sehr auffällig sind, wegen ihres massenhaften Auftretens und der intensiven Gelbfärbung der Kolonien, sind sie doch erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit näher bekannt geworden, und zwar sind die ersten eingehenden Untersuchungen aus praktischem Interesse unternommen worden. Es handelte sich hierbei in den meisten Fällen um *Crenothrix polyspora* und *Clonothrix fusca,* die in Wasserleitungen so häufig auftraten, daß sie dieselben verstopften.

Die ersten Bemerkungen in der Literatur über Eisenbakterien finden sich bei Ehrenberg (1), später folgen Arbeiten von Cohn (1) und Zopf (1), die hauptsächlich morphologische Untersuchungen enthalten. Die erste eingehende physiologische Untersuchung wurde 1888 von Winogradsky (1) veröffentlicht. Ihr folgte im Jahre 1891 eine zweite eingehende physiologische Untersuchung von Molisch (3), deren Resultate in allen wesentlichen Punkten das Gegenteil der Ergebnisse der Winogradskyschen Arbeit sind. Nachdem ich die im folgenden beschriebenen Untersuchungen bereits abgeschlossen hatte, erschien eine zweite Arbeit von Molisch (1), die in bezug auf die physiologischen Untersuchungen im wesentlichen eine Erweiterung und Bestätigung der Ergebnisse seiner ersten

Arbeit ist. Weitere beachtenswerte Arbeiten über die Physiologie der Eisenbakterien finden sich in der mir vorliegenden Literatur nicht.

Das Hauptresultat seiner Untersuchungen drückt Winogradsky folgendermaßen aus: „Die Lebensprozesse der Eisenbakterien werden ausschließlich oder hauptsächlich auf Kosten der bei der Oxydation von Eisenoxydul zu Eisenoxyd freiwerdenden Wärme (aktuelle Energie) im Gange erhalten.“.

Er begründet diesen Satz durch folgende Beobachtungen: *Leptothrix*-Fäden nahmen nur in $FeCO_3$-haltigem Wasser größere Mengen von Eisen auf, und zwar nur dann, wenn sie lebende Zellen enthielten. Ohne Zufuhr von Eisenoxydul wuchsen die Fäden von *Leptothrix* nicht. (Winogradsky hatte zur Nährflüssigkeit keine oder nur Spuren organischer Substanz zugesetzt!) Schließlich erwähnt Winogradsky, daß *Leptothrix* sehr üppig gedeihen kann in Eisenquellen, deren Wasser nur sehr geringe Spuren von organischer Substanz enthält.

Molisch ist es neuerdings (1910) gelungen, Reinkulturen von *Leptothrix ochracea* herzustellen. Mit diesen wies er nach, daß *Leptothrix* ohne Zusatz von Eisen oder Mangan in organischer Nährlösung gedeihen kann. Er schließt hieraus, daß die Eisenspeicherung der Eisenbakterien nur ein ganz nebensächlicher und ernährungsphysiologisch bedeutungsloser Faktor ist und betont, daß durch seine Untersuchungen die Angaben Winogradskys widerlegt seien.

Durch meine Untersuchungen habe ich festgestellt, daß die als Eisenbakterien bezeichneten Organismen nicht nur morphologisch sehr verschieden sind, sondern auch in ihrem physiologischen Verhalten wesentlich voneinander abweichen. Die sowohl von Winogradsky als auch von Molisch durch Versuche mit *Leptothrix ochracea* erhaltenen Resultate können daher nicht ohne weiteres auf andere Arten übertragen werden, speziell nicht, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, auf *Spirophyllum.*

Die von Winogradsky angeführten Beobachtungen habe ich nachgeprüft und kann sie im wesentlichen bestätigen. Desgleichen habe ich nach den Angaben von Molisch Kulturen von *Leptothrix ochracea* auf Manganpepton-Gelatine herstellen können.

Meiner Ansicht nach bilden die Resultate der Untersuchungen von Winogradsky und Molisch durchaus keinen Widerspruch. Es ist sehr wohl denkbar, daß *Leptothrix ochracea* bei Gegenwart genügender Mengen organischer Substanz heterotroph zu leben ver-

mag, während bei Mangel an organischer Substanz die Oxydation des Eisenoxydulbikarbonates ernährungsphysiologisch von Bedeutung werden kann. Ein derartiger Fall wäre übrigens nicht neu und einzig dastehend. Es ist, wie später noch erwähnt werden wird, z. B. von den wasserstoffoxydierenden Bakterien mit Sicherheit bekannt, daß sie sowohl mit organischer Substanz als ohne solche mit Hilfe von CO_2-Assimilation gedeihen können. Sicher festgestellt ist nach den Untersuchungen von Molisch, daß *Leptothrix* in organischer Nährlösung ohne Zusatz von Eisen oder Mangan gedeihen kann. Die Frage, ob event. bei Mangel an organischer Substanz die Eisenoxydation für *Leptothrix* von ernährungsphysiologischer Bedeutung werden kann, bedarf neuer Untersuchungen.

Angaben in der Literatur über Kulturmethoden von Eisenbakterien.

Um Versuche mit *Spirophyllum* anstellen zu können, war es zunächst nötig, gute Kulturen und womöglich Reinkulturen dieses Organismus zu erhalten. Ich versuchte naturgemäß zunächst die Methoden, die ich in der Literatur für die Kultur anderer Eisenbakterien angegeben fand. Von diesen möchte ich die hauptsächlichsten hier erwähnen.

Es ist dies erstens die Kulturmethode von Winogradsky (1), der hohe, mit Brunnenwasser gefüllte Glaszylinder mit sich zersetzendem Heu und frisch gefälltem Eisenoxydhydrat versetzte. Nach dieser Methode kann man gute Rohkulturen von *Leptothrix ochracea* erhalten. *Spirophyllum* oder andere Eisenbakterien konnte ich nicht auf diese Weise kultivieren.

Eine zweite Kulturmethode ist die von Rössler (1), der *Crenothrix polyspora* in Wasser, das Ziegelsteine und Eisenoxydsulfat enthielt, kultiviert haben will. In Übereinstimmung mit den Berichten aller anderen Autoren, die diese Methode versucht haben, führte dieselbe bei mir weder mit *Crenothrix* noch mit anderen Eisenbakterien zu irgend einem Resultat. Auf Grund anderweitiger Versuche bin ich geneigt anzunehmen, daß die Angaben Rösslers auf einer Verwechslung beruhen. Einige eisenspeichernde Pilze wachsen in einer Eisensulfatlösung auf Ziegelsteinen sehr gut, und die stark eisenhaltigen Pilzfäden sind von stark eisenhaltigen *Crenothrix*-Fäden nicht leicht zu unterscheiden.

Eine dritte Methode findet man oft in der auf Eisenbakterien bezüglichen Literatur angegeben. Es ist das Verfahren, nach dem

Büsgen (1) *Cladothrix dichotoma* in Reinkultur erhielt. Die Herstellung von Reinkulturen dieses Organismus bietet durchaus keine Schwierigkeiten, aber die echte *Cladothrix dichotoma* speichert kein Eisen. Sie dürfte früher oft mit *Clonothrix fusca* verwechselt worden sein. Ich habe *Cladothrix dichotoma* mehrere Monate lang in eisenhaltigem Wasser kultiviert (mit Zusatz von Fleischextrakt), aber die Gallertscheide enthielt nie mehr Eisen, als in jede tote Gallertmasse hineindiffundiert. Von einer ansehnlichen Eisenspeicherung wie etwa bei *Leptothrix ochracea* konnte ich nichts wahrnehmen. Eisenbakterien nach der Methode von Büsgen zu kultivieren gelang mir nicht.

Weitere in der Literatur angegebene Methoden erwiesen sich ebenfalls für die Kultur von *Spirophyllum* als erfolglos. Auch die in neuester Zeit von Molisch für die Herstellung von Reinkulturen von *Leptothrix ochracea* angegebene Methode ist für die Kultur von *Spirophyllum* nicht anwendbar, wie nachträgliche Versuche ergaben.

Um *Spirophyllum* kultivieren zu können, war ich also gezwungen eine neue Kulturmethode zu finden. Ich versuchte hunderte von flüssigen und festen Nährböden verschiedenster Zusammensetzung, aber ohne allen Erfolg.

Über das Vorkommen der Eisenbakterien in der Natur.

Zunächst machte ich es nun zu meiner Aufgabe, das Vorkommen der Eisenbakterien in der Natur möglichst genau zu studieren, um so neue Anhaltspunkte für die Herstellung künstlicher Kulturen zu gewinnen. Die hauptsächlichsten Resultate dieser Untersuchungen seien im folgenden mitgeteilt.

1. Alle Eisenbakterien wachsen in ganz klaren stehenden oder fließenden Gewässern. In trübem Wasser, in dem Schlammteilchen suspendiert sind, habe ich nie Eisenbakterien gefunden. Eine Ausnahme bilden nur die Wässer stark eisenhaltiger Quellen, die zuweilen durch mechanisch ausgefallenes Eisenoxydhydrat getrübt sind.

2. Ich habe Eisenbakterien nie gefunden in Wässern, die größere Mengen organischer Substanz erhalten. Sie gedeihen z. B. nicht in Abwässern, die große Mengen von Pilzen und anderen Bakterien, z. B. auch *Cladothrix dichotoma* enthalten, auch wenn das Wasser einen relativ hohen Eisengehalt hat. Es muß aber hier besonders hervorgehoben werden, daß die einzelnen Arten der

Eisenbakterien sich sehr verschieden gegen organische Substanzen verhalten. *Crenothrix polyspora* verträgt am meisten davon, weniger *Leptothrix ochracea* und *Clonothrix fusca*, am wenigsten *Spirophyllum*. Die Angaben von Molisch, daß das Auftreten von *Leptothrix* abhängig sei von dem Gehalt des Wassers an organischer Substanz kann ich nicht bestätigen, da ich gefunden habe, daß gerade dieser Organismus in verschiedenen Eisenquellen, deren Wasser so arm an organischer Substanz ist, daß ich dieselbe auf chemischem Wege nicht nachweisen konnte, mit großer Üppigkeit gedeiht. (Die Untersuchungen wurden ausgeführt nach der Methode von Schulze-Trommsdorff mit Kaliumpermanganat.)

3. Alle Gewässer, in denen ich Eisenbakterien gefunden habe, erwiesen sich als stark CO_2-haltig. (CO_2-Nachweis mit Baryumoxydhydrat resp. Kalkwasser.)

4. Alle Gewässer, in denen ein gutes Wachstum von Eisenbakterien zu beobachten war, hatten einen hohen Eisengehalt. In Gewässern mit hohem Eisengehalt habe ich in allen Fällen Eisenbakterien gefunden. Ausgewachsene Fäden von Eisenbakterien aus natürlichen Gewässern gaben in allen Fällen eine starke Eisenreaktion. Dieser letzte Punkt ist besonders beachtenswert, da es Molisch in neuester Zeit gelungen ist, *Leptothrix ochracea* ohne Zusatz von Eisen resp. Mangan zu kultivieren. Bei meinen sehr zahlreichen Untersuchungen habe ich in der Natur nie ausgewachsene *Leptothrix*-Fäden ohne beträchtlichen Eisengehalt gefunden. Dagegen findet man oft *Crenothrix*-Fäden, die nur eine schwache Eisenreaktion geben.

Herstellung von Reinkulturen von *Spirophyllum ferrugineum*.

Ich versuchte nun meine Kulturen so einzurichten, daß sie den natürlichen Bedingungen möglichst nahe kamen, aber anfangs mit wenig Erfolg. Nach vielen vergeblichen Versuchen gelang es mir zum ersten Male *Spirophyllum* auf folgende Weise zu kultivieren. In ein Gefäß, das etwas Sand und altes Laub aus einem *Spirophyllum*-haltigen Bache der Dresdner Haide und Dresdner Leitungswasser enthielt, gab ich etwas dünnen Eisendraht. An den Stellen, wo der Eisendraht die Blätter berührte, bildeten sich nach wenigen Tagen schöne große Kolonien von *Spirophyllum*. Diese Kultur entspricht annähernd der Winogradskyschen Methode, da die Kohlensäure der sich zersetzenden Blätter das metallische Eisen

auflöst. Später gelang mir die Kultur in Erlenmeyerkolben, die Leitungswasser, Eisendraht und etwas Extrakt von alten Blättern enthielten. Von dem Blätterextrakt darf nur sehr wenig zugegeben werden. Es sei bereits hier erwähnt, daß derselbe lediglich als Kohlensäurequelle dient, er zersetzt sich unter Entwicklung einer reichlichen Menge Kohlensäure, die das in den Kulturen enthaltene Eisen als Oxydulkarbonat löst. Gibt man nur so viel von dem Blätterextrakt zu, daß die Flüssigkeit deutlich gelb gefärbt ist, so wirkt bereits die organische Substanz hemmend auf das Wachstum. Wenn man den Eisendraht in den Kulturen durch grobe Feilspäne von weichem Eisen ersetzt, so kann man auf diese Weise gute, für viele Zwecke brauchbare Rohkulturen erhalten.

Bei meinen Arbeiten im Botanischen Institut der Universität Leipzig brauchte ich die Nährflüssigkeit nur mit etwas Wasser der Leipziger Wasserleitung zu impfen, das stets *Spirophyllum* enthält. Das Wachstum begann meist nach ungefähr 4 Tagen. Impft man Material aus so hergestellten Kulturen wiederholt in sterile Kolben über, so kann man Kolonien von so großer Reinheit erhalten, daß es bei der mikroskopischen Untersuchung kaum gelingt, fremde Bakterien oder andere Organismen zu entdecken. Selbstverständlich ist diese Kulturmethode für exakte Untersuchungen noch nicht brauchbar, da diese nur mit Reinkulturen durchgeführt werden können, deren Nährflüssigkeit von bekannter chemischer Zusammensetzung ist, was bei Anwendung von Blätterextrakt natürlich ausgeschlossen ist. Endlich gelang mir die Herstellung solcher Reinkulturen auf folgende Weise. Ich beobachtete wiederholt, daß die Eisenbakterien vorzüglich gediehen in Lösungen, die gar keine organischen Substanzen enthielten. Es stellte sich später bei genaueren Untersuchungen heraus, daß gerade darin der Hauptgrund der vielen Mißerfolge zu suchen war, daß ich zu den meisten meiner Kulturen als Kohlenstoffquelle organische Substanz zugab. *Spirophyllum ferrugineum* gedeiht vorzüglich in einer Lösung, die außer einem geringen Prozentsatz anorganischer Salze nur kohlensaures Eisen enthält, ohne die geringste Spur organischer Substanz. Da die Zahl der Mikroorganismen, die ohne organischen Kohlenstoff gedeihen, sehr gering ist, so treten Fremdorganismen in solchen Kulturen sehr zurück. Durch fortgesetztes Überimpfen in sterile Kolben gelangte ich schließlich zu Reinkulturen, und zwar nicht allzu schwer. Von 5 Kulturkölbchen, die mit Material geimpft waren, das aus einer 11-mal übergeimpften Kultur stammte, er-

wiesen sich zwei als rein. Bei dem Impfen sind verschiedene Eigentümlichkeiten zu beobachten, auf die ich noch zurückkomme.

Von wesentlicher Bedeutung für die Möglichkeit, auf diese Weise Reinkulturen zu gewinnen, ist der Umstand, daß *Spirophyllum* nicht mit einer dicken Gallertscheide umgeben ist, wie z. B. *Crenothrix*. Bei älteren *Crenothrix*-Fäden findet man nämlich die Scheide oft von zahlreichen stäbchenförmigen Bakterien durchsetzt, die hier parasitisch oder symbiotisch zu leben scheinen. Dasselbe beschreibt Molisch von *Leptothrix ochracea*. Bei *Spirophyllum* habe ich nie etwas Ähnliches entdeckt. Außerdem würde die Isolierung auf die beschriebene Weise schwierig sein, wenn das Impfmaterial andere Arten von Eisenbakterien enthielt, die unter denselben Ernährungsbedingungen gedeihen könnten. Von den verhältnismäßig sehr großen, regelmäßigen und außerordentlich charakteristisch gestalteten *Spirophyllum*-Fäden müßten andere eisenspeichernde Organismen auf jeden Fall mikroskopisch zu unterscheiden sein, selbst wenn es sich um Arten handelte, die *Spirophyllum* sehr ähnlich wären. Ich habe davon weder in dem von mir verwendeten Rohmaterial, noch in den Kulturen etwas entdecken können. Übrigens ist es mir nicht gelungen, nach der beschriebenen Methode andere Arten bisher bekannter Eisenbakterien zu kultivieren.

Wenn man die Kulturflüssigkeit, auf deren Boden wenig Eisenfeilspäne regelmäßig verteilt sind, mit sehr wenig Material impft, so treten nach einigen Tagen an verschiedenen Stellen einzelne Kolonien auf, die strahlenförmig von einem Punkte aus wachsen, ähnlich wie man das oft an Pilzkulturen beobachten kann. Es ist anzunehmen, daß diese Kolonien meist, wenn auch nicht aus einer einzelnen Zelle, so doch aus einem Zellfaden entstanden sind. Diese Kolonien eignen sich besonders zum Abimpfen. Im folgenden gebe ich die genaue Beschreibung der Kulturmethode, die sich bei mir vorzüglich bewährt hat.

Kleine Erlenmeyerkolben von ungefähr 100 ccm Inhalt werden ca. 2 cm hoch mit folgender Nährlösung gefüllt:

$(NH_4)_2SO_4$	1,5 g
KCl	0,05 g
$MgSO_4$	0,05 g
K_2HPO_4	0,05 g
$CaNO_3$	0,01 g
H_2O dest.	1000 g

Hierauf werden die Kolben gut mit Watte verschlossen und im Dampfsterilisator sterilisiert. Dann werden grobe Feilspäne von weichem Eisen in einem gut verschlossenen Reagensglas im Trockensterilisator eine Stunde lang auf ca. 160° erhitzt. Nachdem man die Kolben aus dem Sterilisator genommen hat, läßt man sie mindestens 3 Tage unter einer leicht mit Watte verschlossenen Glasglocke an der atmosphärischen Luft stehen. Hierauf gibt man im sterilen Raum von den sterilisierten Eisenfeilspänen ungefähr 0,05 g in jeden Kolben und impft mit einer feinen sterilen Pipette aus einer bereits vorhandenen Kultur oder mit Rohmaterial. Für die Herstellung von Reinkulturen empfiehlt es sich nur junge, schnell wachsende Kulturen, bei denen noch die einzelnen, aus dem Impfmaterial entstandenen Kolonien zu unterscheiden sind, zum Abimpfen zu verwenden. Es genügt eine sehr geringe Menge von Impfmaterial. Hierauf bringt man die geimpften Kolben unter eine Glasglocke, in die man so viel Kohlensäure einleitet, daß die Luft in der Glocke ungefähr 1 Prozent davon enthält, und setzt die Kultur an einen kühlen Ort. Das Wachstum beginnt ungefähr nach 4 Tagen. Die *Spirophyllum*-Fäden wachsen als zusammenhängende Decke auf dem Boden des Gefäßes über den Eisenfeilspänen, oder sie setzen sich als feine hellgelbe Flocken an den Wänden des Gefäßes an.

Die Kulturmethode besitzt folgende Eigentümlichkeiten, die besonders zu beachten sind. Zunächst ist wesentlich, daß *Spirophyllum* in sehr wenig konzentrierter Nährlösung vorzüglich gedeiht. Größere Mengen von Nährsalzen als die angegebenen zuzugeben ist nicht ratsam, da das Wachstum dadurch nur ungünstig beeinflußt wird. Eisen und Nährlösung müssen unbedingt getrennt sterilisiert werden, da sonst aus mir unbekannten Gründen ein Wachstum überhaupt nicht eintritt. Außerdem ist sehr wichtig, daß die Nährflüssigkeit nach dem Sterilisieren einige Tage an der Luft stehen bleibt, damit das Wasser die beim Erhitzen verloren gegangenen Gase, besonders CO_2 und O wieder absorbieren kann. Erst dann darf das Eisen zugegeben werden. Das Eisen muß in Form grober Feilspäne verwendet werden. Das offizinelle Eisenpulver oder mit Wasserstoff reduziertes Eisen können nicht angewendet werden, da diese Eisensorten zu schnell in Oxydhydrat übergehen. Die groben Feilspäne werden von der im Wasser absorbierten Kohlensäure allmählich als doppelkohlensaures Salz gelöst. Der hierbei entstehende Wasserstoff sammelt sich zuweilen in Form von großen Blasen unter der über den Feilspänen wachsenden

Bakteriendecke an. Wenn die Bakterien in lockeren Flocken in der Kultur wachsen, dann steigt der Wasserstoff in kleinen Blasen an die Oberfläche. Solange sich noch metallisches Eisen in der Kultur befindet, ist ihr Gehalt an Eisenoxydulkarbonat annähernd konstant und beträgt ungefähr 0,01 %.

Man kann die auf die beschriebene Weise hergestellten Kulturen an der Luft stehen lassen, die Kohlensäure der Luft ist ausreichend für ein gutes Wachstum. Etwas schnellere und bessere Resultate erzielt man jedoch, wenn man die Kulturen in einer Atmosphäre wachsen läßt, die ungefähr 1 % CO_2 enthält, was man unter Glasglocken durch Einleiten von CO_2 sehr leicht bewerkstelligen kann. In bezug auf die Stickstoffquelle der Nährlösung habe ich gefunden, daß *Spirophyllum* Ammonsalze besser verarbeitet als Nitrate, am besten hat sich in den Kulturen Ammonsulfat bewährt.

Von der Reinheit meiner Kulturen überzeugte ich mich auf auf folgende Weise: Nach Anwendung von verschiedenen Färbungen wurde zunächst eine genaue mikroskopische Untersuchung vorgenommen. Da die *Spirophyllum*-Fäden nur sehr wenig Farbe annehmen, sind andere Bakterien auf diese Weise leicht zu erkennen. Stark eisenhaltige Fäden wurden zunächst zur Beseitigung des Eisenoxydhydrats mit verdünnter Salzsäure behandelt. Waren Bakterien auf diese Weise in den Kulturen nicht zu entdecken, so wurde denselben etwas sterilisierte Peptonlösung zugesetzt. Hierauf blieben die Kulturen etwa 8 Tage im Wärmezimmer bei ungefähr 25 ^{0} stehen und wurden dann aufs neue in der oben beschriebenen Weise untersucht. Außerdem wurde anfangs ein Teil des Inhaltes der Kolben in Nährgelatine geimpft und in Petrischalen ausgegossen. Bei den im folgenden beschriebenen physiologischen Versuchen wurden nur die Kulturen berücksichtigt, die sich nach dem Versuch als rein ergaben. Es sei aber hier ausdrücklich bemerkt, daß Kulturen, die nicht mit sterilem Material hergestellt wurden, fast immer ein besseres Wachstum ergaben, obwohl bei der Untersuchung fremde Bakterien nur ganz vereinzelt gefunden werden konnten.

Der Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Eisenbakterien.

Irgend welche genaueren Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Eisenbakterien finden sich in der mir vorliegenden Literatur nicht verzeichnet. Schorler (3) be-

richtet, daß er die Beobachtung gemacht habe, daß *Gallionella* im Dunkeln besser wachse als im Lichte. Er hat für seine Annahme lediglich die Begründung, daß er bei der Untersuchung einiger weniger Eisenteile aus der offenen Elbe *Gallionella* (resp. *Spirophyllum)* nicht aufgefunden hat. Das Fehlen der Eisenbakterien in der Elbe ist wahrscheinlich auf ganz andere Ursachen zurückzuführen (s. die Angaben über das Vorkommen der Eisenbakterien in der Natur). Andererseits finden wir in der erwähnten Arbeit von Ellis (4) über *Spirophyllum* folgende Angaben: Er ließ seine *Spirophyllum*-Kulturen in vollem Tageslichte wachsen und schreibt dem Lichte den Hauptgrund seines Erfolges zu, indem er annimmt, daß das Licht das Wachstum aller Fremdorganismen in den Kulturen hemmt, dagegen den Eisenbakterien nicht schadet oder sogar förderlich ist.

Ich habe den Einfluß des Lichtes wie alle folgenden Erscheinungen hauptsächlich mit Reinkulturen von *Spirophyllum* untersucht und habe gefunden, daß das Licht keinen Einfluß auf das Wachstum ausübt, ein Resultat, das kaum anders zu erwarten war, denn in der Natur findet man alle Eisenbakterien in gleicher Üppigkeit sowohl in offenen, dem vollen Tageslicht ausgesetzten Gräben und Bächen, als in lichtlosen Behältern und Wasserleitungen. Die Angabe von Ellis ist sehr wohl begründet, bei Anwendung von Reinkulturen fällt in dieser Hinsicht der günstige Einfluß des Lichtes natürlich fort. Wenn man dafür sorgt, daß die Temperaturdifferenz zwischen den im Lichte, selbst bei zeitweiliger direkter Sonnenbestrahlung und den im Dunkeln gehaltenen Kulturen nicht allzugroß wird, so kann man stets ein vollständig gleichmäßiges Wachstum beobachten. Außerdem berichtet in neuester Zeit Molisch, daß das Wachstum der Reinkulturen von *Leptothrix ochracea* unabhängig ist vom Licht.

Der Einfluß der Temperatur auf das Wachstum der Eisenbakterien.

Angaben über den Einfluß der Temperatur auf das Wachstum der Eisenbakterien habe ich in der Literatur nicht gefunden. Bei meinen Kulturversuchen mit *Spirophyllum* erwies sich die Temperatur als ein wesentlicher Faktor. Die verschiedenen Arten der Eisenbakterien verhalten sich in bezug auf die Temperatur verschieden. Ich möchte nicht unterlassen, folgende Beobachtung aus der Natur hier anzuführen:

Im Februar 1909 untersuchte ich einen Bach der Dresdener Heide (Mordgrundbach). Derselbe enthielt stellenweise, zum Teil unter Schnee und Eis, große Mengen von Eisenbakterien. Die Untersuchung ergab, daß es sich um *Spirophyllum* handelte. Bei eingehender Untersuchung konnte ich keine anderen Eisenbakterien entdecken. Einige Monate später, im Sommer desselben Jahres, war der Bach wiederum dicht mit Eisenbakterien bewachsen, aber die gelben Massen bestanden, wie die mikroskopische Untersuchung ergab, aus *Leptothrix ochracea*, es gelang mir nur mit vieler Mühe, Spuren von *Spirophyllum* nachzuweisen. Als im nächsten Winter wieder stärkerer Frost eingetreten war, bestand die Bakterienvegetation wieder ausschließlich aus *Spirophyllum*, im folgenden Sommer wieder aus *Leptothrix*. Durch Versuche habe ich konstatiert, daß dieser Wechsel lediglich auf den Einfluß der Temperatur zurückzuführen ist.

In bezug auf den Temperatureinfluß habe ich folgende allgemeine Beobachtungen gemacht. *Crenothrix polyspora* und *Clonothrix fusca* treten am häufigsten in den Monaten auf, in denen das Wasser die höchste Temperatur besitzt, sie gedeihen also üppig bei einer Temperatur von 18—25°, während eine Temperaturverminderung das Wachstum stark zu hemmen scheint. *Leptothrix* findet man im Sommer und Winter mit fast gleicher Häufigkeit, im Winter ist eine geringe Abnahme des Wachstums zu beobachten. Genauere Untersuchungen stellte ich mit Reinkulturen von *Spirophyllum* an. Von einer Anzahl gleich angesetzter Kolben wurden je drei 14 Tage lang bei verschiedener Temperatur kultiviert. Es wurden folgende Temperaturen angewendet: 0—0,5° wurde dadurch erhalten, daß die Kolben in schmelzendem Eis gehalten wurden. 6°: Temperatur des Eisschrankes. 15°: Temperatur eines Kellerraumes. 22°, 27° und 32°: wurden in verschiedenen Etagen des Wärmezimmers geboten. Ich erhielt folgende Resultate:

Temperatur	Wachstum von *Spirophyllum*
0—0,5°	sehr gut
6°	vorzüglich (beste Kultur)
15°	gut
22°	sehr gering
27°	kein Wachstum
32°	kein Wachstum

Aus dem Versuch geht hervor, daß *Spirophyllum* ausgesprochen kälteliebend ist, so daß Temperaturen von über 20° bei den an-

gewendeten Kulturbedingungen das Wachstum stark hemmen oder ganz aufheben. Bei einer Temperatur, die nahe dem Schmelzpunkt des Wassers liegt, wächst *Spirophyllum* vorzüglich, nur etwas langsamer als bei wenig höherer Temperatur. Das besonders häufigere Auftreten von *Spirophyllum* im Winter und das starke Zurücktreten dieser Art in den Sommermonaten ist somit leicht erklärlich.

Molisch (5) berichtet in seiner neuesten Arbeit über das Temperaturbedürfnis von *Leptothrix ochracea:* „Wächst bei 5° und 40° nicht mehr, gut bei Zimmertemperatur, noch besser bei 23—25°".

Kulturen mit und ohne Eisen.

Zunächst galt es nun, die Frage festzustellen, ob *Spirophyllum* fähig ist ohne Eisen zu wachsen oder nicht. Die Versuche führte ich mit Reinkulturen aus. Da *Spirophyllum* sehr gut auf metallischem Eisen wächst, konnte ich die Kultur in der oben beschriebenen Weise anwenden, ohne Eisensalze zusetzen zu müssen. 40 kleine Erlenmeyerkolben wurden mit der angegebenen Nährlösung aus chemisch reinen Salzen gefüllt, im sterilen Raum von einer Reinkultur geimpft und 20 davon mit Eisenfeilspänen versehen. Darauf ließ ich die Kulturen 14 Tage lang im Dunkelschrank stehen. Alle 20 Kulturen mit Eisenfeilspänen zeigten nach dieser Zeit ein vorzügliches Wachstum von *Spirophyllum.* In keiner der unter ganz gleichen Verhältnissen sich befindenden eisenfreien Kulturen war auch nur eine Spur von Wachstum wahrzunehmen. Dieser grundlegende Versuch wurde noch einmal mit demselben Resultat wiederholt.

In der aus chemisch reinen Salzen und destilliertem Wasser hergestellten Nährlösung war auf chemischem Wege Eisen nicht nachzuweisen. Gegen den Versuch ließ sich daher der Einwand erbringen, daß kein Organismus ohne Spuren von Eisen gedeihen könne, daß also auch *Spirophyllum* zu seinem Wachstum eine gewisse Menge Eisen benötige. Deshalb wiederholte ich den Versuch und gab statt des destillierten Wassers solches aus der Leipziger Leitung. Der Erfolg war genau derselbe wie bei dem ersten Versuch. Außerdem konnte ich konstatieren, daß in der mit destilliertem Wasser ohne Eisen angesetzten Kultur nach Zusatz von chemisch reinem Asparagin eingeimpfte Pilze sehr gut wuchsen, was beweist, daß so geringe Spuren von Eisen, wie sie zum Auf-

bau organischer Substanz nötig sind, auch in der Nährlösung enthalten waren, die aus als chemisch rein bezeichneten Salzen hergestellt war.

Aus dem Versuch ergibt sich also die Tatsache, daß *Spirophyllum ferrugineum* bei den angewendeten Kulturbedingungen zu seinem Wachstum eine gewisse Menge Eisen nötig hat, abgesehen von den Spuren von Eisen, die wohl jeder Organismus zu seinem Gedeihen gebraucht.

Kulturversuche mit anderen Metallen.

Da *Spirophyllum* auf metallischem Eisen vorzüglich gedeiht, entsteht die Frage, ob das Eisen durch andere Metalle ersetzbar ist. Um diese Frage zu entscheiden, wurden den Kulturen anstatt Eisen verschiedene andere chemisch reine Metalle zugesetzt, und zwar: Blei, Zinn, Wismut, Kadmium, Zink, Nickel, Kobalt, Wolfram, Chrom, Magnesium und Kupfer. Die Kontrollkulturen mit Eisen gediehen vorzüglich. In den Kulturen mit Wolfram zeigten sich einige gut ausgebildete Kolonien von *Spirophyllum*, eine genauere Untersuchung ergab jedoch, daß das Wolframpulver durch einige Körnchen Eisen verunreinigt war. Alle anderen Kulturen blieben ohne jedes Wachstum. Der Versuch zeigt also, daß die geprüften Metalle das Eisen unter diesen Bedingungen nicht vertreten können.

Über die Manganspeicherung der Eisenbakterien.

Die mit Mangan angesetzten Kulturen von *Spirophyllum* ergaben gleichfalls kein Wachstum, obwohl von anderen Eisenbakterien bekannt ist, daß sie Mangan eben so gut speichern wie Eisen. Die von mir untersuchten *Crenothrix*- und *Clonothrix*-Fäden aus den Dresdener Wasserwerken mit starkem Mangangehalt enthielten neben Mangan etwas Eisen. Von *Leptothrix ochracea* erhielt ich jedoch wiederholt gute Rohkulturen mit Manganspeicherung, ohne daß ich in den Scheiden hätte Eisen nachweisen können.

Falls die Eisenspeicherung für die erwähnten Arten überhaupt von ernährungsphysiologischer Bedeutung ist, ist es nicht ausgeschlossen, daß das Mangan die Funktion des Eisens vertreten kann, zumal da die in Betracht kommenden Mangansalze sich den entsprechenden Eisensalzen außerordentlich ähnlich verhalten. Das Mangankarbonat ist wie das entsprechende Eisensalz in CO_2-haltigem Wasser löslich und zerfällt mit Sauerstoff unter beträchtlicher

Energieabgabe in Manganhydroxyd und Kohlensäure. Notwendig folgt aber hieraus die Möglichkeit einer Vertretung des Eisens durch Mangan nicht. Denkbar wäre auch, daß die Manganspeicherung andere Ursachen hätte.

Daß es mir gerade mit *Spirophyllum* nicht gelungen ist, Mangankulturen herzustellen, liegt vielleicht an einem Kulturfehler, da sämtliche Eisenbakterien sehr empfindlich sind und bei der geringsten Abänderung ihrer Lebensbedingungen das Wachstum einstellen. Genauere Angaben über die Manganspeicherung zu machen, ist mir daher vorläufig nicht möglich.

Kulturen mit Eisenoxydulkarbonat.

Bei den Kulturen, die metallisches Eisen enthalten, ist es klar, daß das Eisen nicht als Metall von den Bakterien verarbeitet werden kann. Das Eisen wird wahrscheinlich von der im Wasser enthaltenen Kohlensäure gelöst und von den Bakterien als Oxydulkarbonat aufgenommen. Wenn diese Annahme richtig ist, muß das Metall in den Kulturen durch eine Lösung von Eisenkarbonat ersetzt werden können. Der Versuch ergibt die Richtigkeit dieser Annahme. Eine gesättigte Lösung von Eisenbikarbonat stellt man sich sehr leicht dadurch her, daß man in ein Gefäß mit Wasser etwas reduziertes Eisen gibt und Kohlensäure durchleitet. Die Lösung enthält dann etwa 0,01 % des Eisensalzes. Bei der Kultur zeigt sich folgende bemerkenswerte Tatsache. Gibt man die Lösung in einen Kolben und impft mit *Spirophyllum*, so tritt nach kurzer Zeit ein gutes Wachstum ein, das aber sehr bald aufhört. Die Bakterien wachsen nur dann weiter, wenn man die Lösung erneuert. Genau dieselbe Beobachtung hatte Winogradsky mit *Leptothrix ochracea* gemacht. Sobald *Leptothrix* kein gelöstes Eisenbikarbonat mehr zur Verfügung hatte, stellte sie ihr Wachstum ein. Es ergibt sich also, daß *Spirophyllum* mit Eisenoxydulkarbonat vorzüglich gedeiht.

Kulturen mit Eisenoxyd- und Oxydulsalzen.

Es entsteht nun die wichtige Frage, welche Eisensalze von den Bakterien verarbeitet werden. Zur Ausführung der Versuche kann man nicht einfach eine Nährlösung mit einem bestimmten Prozentsatz eines Eisensalzes versetzen und dann die Kultur sich selbst überlassen, da die Salze in der Konzentration, in der sie beigegeben

werden dürfen, sämtlich sehr unbeständig sind. Es durfte höchstens eine Konzentration von 0,01 % angewendet werden, der des gelösten Karbonates entsprechend. Die Kulturen wurden daher so eingerichtet, daß durch eine Hebervorrichtung die Nährflüssigkeit täglich erneuert werden konnte. Es wurde zunächst davon abgesehen, die Kulturen steril zu halten. Wie die Erfahrung gezeigt hatte, konnte das kaum einen Einfluß auf die Resultate haben, da die Nährlösung frei von organischer Substanz war. Der Erfolg der Kulturen enthob mich der Mühe, dieselben mit sterilem Material zu wiederholen. Die Nährlösung hatte außer den angegebenen Eisensalzen die oben beschriebene Zusammensetzung.

Es wurden 5 Kulturreihen angesetzt. Die Nährflüssigkeit der Kulturen wurde täglich erneuert.

1. Versuch. Nährlösung mit 0,01 % Eisenbikarbonat. Nach 14 Tagen waren sämtliche Kulturen vorzüglich gewachsen.

2. Versuch. Die Nährlösung enthielt statt des Eisenbikarbonates 0,01 % Eisenchlorid. Nach 14 Tagen fand sich in den Kulturen eine geringe Ausfällung von Eisenhydroxyd, von einem Wachstum der Bakterien war keine Spur zu entdecken.

3. Versuch. Die Nährlösung enthielt 0,01 % Eisenoxydulsulfat. Resultat wie bei Versuch 2, nur eine etwas stärkere Ausfällung von Eisenoxydhydrat. In einem Kolben waren eisenspeichernde Pilze aufgetreten.

Es ergibt sich also aus den drei vorstehenden Versuchen die Tatsache, daß Eisenoxydulkarbonat verarbeitet wird, Eisenchlorid und Eisenoxydulsulfat dagegen nicht. Es liegt nun der Schluß nahe, daß die bei dem Zerfall des Chlorids und Sulfates auftretenden Säuren vielleicht dem Wachstum hinderlich sein könnten. Um diesen Umstand näher zu untersuchen, wurden zwei weitere Versuche angestellt.

4. Versuch. Nährlösung mit 0,01 % $FeCO_3$ und 0,005 % Fe_2Cl_6.

5. Versuch. Nährlösung mit 0,01 % $FeCO_3$ und 0,005 % $FeSO_4$.

In beiden Fällen war ein gutes Wachstum von *Spirophyllum* zu konstatieren, ungefähr in dem Maße, als ob das Chlorid und das Sulfat überhaupt nicht anwesend wären. Es geht also aus diesen Versuchen hervor, daß diese beiden Eisensalze für das Wachstum der Bakterien schädliche Bestandteile nicht enthalten können.

Wenn ich z. B. ein gutes Wachstum von Eisenbakterien auf metallischem Eisen, auf geschmolzenem Schwefeleisen, oder nach der Methode von Winogradsky mit Eisenoxydhydrat erhielt, so sind die Erfolge wahrscheinlich auf eine Bildung von Eisenoxydulkarbonat in der kohlensäurehaltigen Nährlösung zurückzuführen.

Der Einfluß des Luftsauerstoffes.

Durch die beschriebenen Untersuchungen war festgestellt, daß *Spirophyllum* bei den angewendeten Kulturbedingungen ohne Eisenbikarbonat nicht wachsen kann. Es galt nun, den Einfluß des Luftsauerstoffes näher zu untersuchen. Aus einer Glocke, in der sich die Kulturkolben befanden, wurde zunächst durch längeres Einleiten von Kohlensäure die Luft verdrängt. Um zu verhüten, daß während der Dauer des Versuches durch den Gummiverschluß in die Glocke Luft einströmen konnte, wurde die ganze Vorrichtung unter Wasser gesetzt. Nach 14 Tagen zeigte sich keine Spur von Wachstum. Die Glocke wurde geöffnet, es wurde atmosphärische Luft zugelassen und hierauf die Glocke wieder unter Wasser gesetzt. Nach wenigen Tagen begann *Spirophyllum* gut zu wachsen.

Dieser Versuch bildet allerdings noch keinen Beweis dafür, daß *Spirophyllum* ohne Sauerstoff nicht zu wachsen vermag. Es liegt die Möglichkeit vor, daß das Wachstum lediglich durch die hohe Konzentration der Kohlensäure verhindert wurde. Der Versuch mußte also in abgeänderter Form wiederholt werden. Die Kulturkolben kamen zu diesem Zwecke unter eine Glasglocke, die auf eine Glasplatte genau aufgeschliffen, und die mit einem Glashahn versehen war. Nachdem sich die Verschlüsse als vollkommen dicht erwiesen hatten, wurde der Hahn mit einer Wasserluftpumpe verbunden und die Glocke auf ungefähr 3 mm Quecksilberdruck evakuiert. Hierauf wurde reiner, sauerstofffreier Wasserstoff in die Glocke geleitet. Das Evakuieren und Einleiten von Wasserstoff wurde dreimal wiederholt. Auf dem Boden der Glocke befand sich außer den Kulturkolben noch eine flache Schale, die in der Mitte eine Scheidewand aus Paraffin besaß. Die eine Häfte der Schale war mit Wasser gefüllt, die andere mit einem Gemisch von Natriumbikarbonat und Weinsäure. Durch Neigen der Glocke trat nun das Wasser über die Scheidewand zu dem Natriumbikarbonat und der Weinsäure, und damit begann die Entwicklung der genau berechneten Menge von CO_2. In der Glocke war zu diesem Zwecke

eine entsprechende Luftverdünnung gelassen worden. Auf diese Weise enthielt die Glocke reinen Wasserstoff und 1 % reine Kohlensäure. Von einer Hemmung des Wachstums durch zu hohe Konzentration der Kohlensäure konnte also hier nicht mehr die Rede sein. Ebenso kann man dem indifferenten Wasserstoff kaum einen Einfluß zuschreiben. Die Kultur zeigte nach 3 Wochen keine Spur von Wachstum. Derselbe Versuch wurde noch einmal wiederholt und es wurde dabei eine beträchtlich größere Menge an Impfmaterial zugegeben. Der Erfolg war genau derselbe. Es geht also aus diesen Versuchen hervor, daß *Spirophyllum* zu seinem Wachstum atmosphärischen Sauerstoff nötig hat.

Die Bedeutung der Kohlensäure.

Bei meinen Untersuchungen hatte ich festgestellt, daß alle natürlichen Gewässer, in denen Eisenbakterien gut gedeihen, reich an Kohlensäure sind. Es galt nun, die Bedeutung letzterer näher zu untersuchen. Ich wendete die oben beschriebenen Reinkulturen mit Eisenfeilspänen an. Sieben kleine Erlenmeyerkolben wurden unter eine Glasglocke gebracht, die atmosphärische Luft mit etwa 1 % CO_2 enthielt, sieben vollkommen gleich angesetzte unter eine Glasglocke, in der sich eine CO_2-freie Luft befand (CO_2 absorbiert mit KOH). Nach 14 Tagen war in allen Kolben in CO_2-haltiger Luft ein vorzügliches Wachstum eingetreten. Alle sieben Kolben in der CO_2-freien Luft waren unverändert geblieben. Ich wiederholte den Versuch mit demselben Erfolge.

Das Resultat dieser Versuche ist aber nicht neu und deckt sich mit der bereits früher gemachten Erfahrung, daß *Spirophyllum* zu seinem Wachstum Eisenoxydulkarbonat braucht. Wenn die Kulturen sich in CO_2-freier Luft befinden, ist eben die Bildung des Eisenoxydulkarbonates ausgeschlossen. Will man den Kulturen das gelöste Salz zugeben, so ist es aber unvermeidlich, daß man einen Überschuß von freier Kohlensäure mit zugibt. Auf direktem Wege ist also der Einfluß der freien Kohlensäure nicht nachweisbar.

Vollkommener Ausschluß organischer Substanzen.

In der Natur finden wir oft ein üppiges Wachstum von Eisenbakterien in Gewässern, die fast frei von organischer Substanz sind. Ebenso gediehen meine Reinkulturen von *Spirophyllum* vorzüglich ohne den geringsten Zusatz von organischem Kohlenstoff. Es galt

nun durch genauere Versuche festzustellen, ob diese Beobachtungen tatsächlich richtig sind. Zu diesem Zwecke wurden die Kulturkolben sorgfältig mit Chromsäure gereinigt, die Nährflüssigkeit aus chemisch reinen Salzen und destilliertem Wasser im sterilen Raum staubfrei zugegeben und die Kolben nach dem Impfen mit Glaswolle verschlossen. Hierauf wurden die Kolben unter eine Glasglocke gebracht. Durch langsames Absaugen wurde die Glocke mit einer Luft gefüllt, die durch drei hintereinander geschaltete U-Röhren mit Bimssteinstücken gegangen war. In der ersten Röhre waren die Bimssteinstücke mit konzentrierter H_2SO_4, in der zweiten mit $KMnO_3$ und in der dritten mit $NaHCO_3$ getränkt. Alle in der Luft befindlichen organischen Basen und Säuren, die im Laboratorium in oft nicht unbedeutender Menge vorhanden sind, mußten auf diese Weise absorbiert werden. Von einem besonderen Zusatz von Kohlensäure wurde in diesem Falle abgesehen, da die Luftkohlensäure zum Wachstum von *Spirophyllum* genügt. Die Luft in der Glocke wurde aber durch langsames Absaugen täglich erneuert. Das Wachstum von *Spirophyllum* ging bei diesem Versuch vollkommen normal vor sich. Ein zur Kontrolle mit *Penicillium glaucum* beimpfter Kolben zeigte keine Spur von Wachstum, das jedoch sofort nach Zusatz von etwas Traubenzucker eintrat. Es unterliegt daher kaum einem Zweifel, daß der zum Aufbau der Bakterien nötige Kohlenstoff aus anorganischer Kohlensäure gewonnen wurde. Ob auch andere Eisenbakterien ohne organische Substanz zu leben vermögen, bedarf weiterer Untersuchungen. Auf Grund meiner Beobachtungen halte ich es für *Gallionella*, falls dies ein selbständiger Organismus ist, und auch für *Leptothrix ochracea* für wahrscheinlich.

Kulturen mit organischer Substanz.

Um zu untersuchen, inwieweit *Spirophyllum* auch organische Substanz verarbeitet, machte ich folgenden Versuch. Zu den üblichen Reinkulturen gab ich Pepton oder Rohrzucker in Dosen von je 0,3 %, 1 %, 5 %, 3 % und 5 %. Der Erfolg war überraschend. In sämtlichen Kulturen zeigte sich keine Spur von Wachstum. Eine genaue Untersuchung ergab, daß die Kulturen bis auf zwei steril geblieben waren. Um genauer festzustellen, bei welcher Konzentration der organischen Substanz *Spirophyllum* das Wachstum einstellt, wurde der Versuch mit weit geringeren Quantitäten von Rohrzucker, Pepton und Asparagin wiederholt. Es wurden in ver-

schiedenen Abstufungen Konzentrationen von 0,005 bis 1 % angewendet. Als Resultat ergaben sich für die angewendeten organischen Substanzen ungefähr folgende niedrigste Konzentrationen, bei denen Reinkulturen von *Spirophyllum ferrugineum* das Wachstum vollständig einstellten:

Pepton . .	0,25 %
Rohrzucker .	0,25 %
Asparagin .	0,35 %

In allen Fällen zeigte aber ein Zusatz von 0,01 % organischer Substanz schon eine ganz bedeutende Hemmung des Wachstums. Die Versuchsreihe mit Pepton mußte wiederholt werden, da sich einige Kolben nach Beendigung des Versuches als nicht steril erwiesen.

Die Resultate dieser Untersuchungen machen es also wahrscheinlich, daß *Spirophyllum* überhaupt nicht imstande ist, seinen Kohlenstoff aus organischer Substanz zu gewinnen. Es ist vielleicht nicht ausgeschlossen, daß es bei anderer Versuchsanstellung gelingen könnte, *Spirophyllum* mit organischer Substanz ohne Eisen zu kultivieren, wie das Molisch in neuester Zeit mit Reinkulturen von *Leptothrix* durchgeführt hat. Mir ist dies trotz vieler Versuche nicht gelungen.

Quantitative Kohlenstoffbestimmung.

Um eine zahlenmäßige Bestätigung der Kohlensäureassimilation zu erhalten, wurde der Ertrag einer Reinkultur der Elementaranalyse unterzogen. Die Analyse hat lediglich den Zweck, den Kohlenstoffgehalt der Kultur zu bestimmen. Von einer Bestimmung der Eiweißkörper, des Fettes usw. wurde abgesehen.

125 ccm der angegebenen Nährlösung wurden auf 5 Erlenmeyerkölbchen verteilt. Dann wurde denselben insgesamt 0,2175 g Eisen in Form von Feilspänen zugesetzt. Als in der Kultur nach 3 Wochen ein sehr gutes Wachstum eingetreten war, wurde der Gesamtinhalt der 5 Kolben quantitativ in eine Platinschale übergespült. Ein leiser Anflug von Substanz konnte mit Gummiwischern nicht von den Kölbchen entfernt werden und mußte, da Säure nicht Anwendung finden durfte, darin gelassen werden. Die Schale mit der Substanz wurde im Vakuumexsikkator bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die so gewonnene Substanzmenge betrug 0,4965 g. Sie wurde der Analyse unterworfen. Es ergaben sich folgende Werte:

Gesamtgewicht der Trockensubstanz	0,4965 g
Asche	0,4752 g
Glühverlust	0,0213 g
	0,4965 g

Dieser Glühverlust stellt nun aber nicht das Gewicht der verbrennbaren organischen Substanz dar. Es ist hierbei noch folgendes zu berücksichtigen. Das zugesetzte Eisen hatte einen Gesamtgehalt an Kohlenstoff von 0,6 %. Da die den Kulturen zugesetzte Menge 0,2175 g betrug, ergab sich für die zugesetzte Menge Kohlenstoff 0,0013 g. Außerdem zeigte sich, daß die getrocknete Substanz 0,24 % anorganische Kohlensäure enthielt, die aus den in der Nährlösung gebildeten Karbonaten herrührte. Dieselbe wurde nach der Methode von Fresenius bestimmt. Sie stellte ein Gesamtgewicht von 0,0010 g dar. Beide Gewichtsmengen müssen von dem Gewicht des Glühverlustes abgezogen werden, damit man das Gesamtgewicht der verbrennbaren organischen Substanz erhält.

Gesamtgewicht der Trockensubstanz	0,4965 g
Glühverlust	0,0213 g
Gesamtgew. des mit dem Eisen zugesetzten C	0,0013 g
Gesamtgew. der in den Karbonaten enth. CO_2	0,0010 g
Gewicht der verbrennbaren organ. Substanz .	0,0190 g

Die Elementaranalyse der Substanz ergab folgende Werte:

Wasserstoff	0,0081 g
Kohlenstoff	0,0045 g
Sauerstoff (+ N + S) . .	0,0087 g
Asche	0,7452 g
	0,4965 g.

Nach Abzug der Werte des mit dem Eisen zugesetzten Kohlenstoffes und der in der Trockensubstanz in Form von Karbonaten enthaltenen Kohlensäure berechnet sich für die verbrennbare Substanz folgende prozentuale Zusammensetzung:

Wasserstoff in der brennbaren Substanz . .	42,63 %
Kohlenstoff " " " " . .	16,01 %
Sauerstoff (+ N + S) in der brennb. Substanz	41,36 %
	100,00 %.

Bei der Beurteilung des Resultates ist folgendes zu berücksichtigen. Die gefundene Menge Kohlenstoff ist sicher geringer als die tatsächlich in der Substanz vorhandene. Erstens ergibt die Analyse erfahrungsgemäß leicht etwas zu niedrige Werte, und dann ist zu beachten, daß eine geringe Menge organischer Substanz sich nicht aus den Kulturgefäßen entfernen ließ. Vor allem aber ist die abgezogene Menge Kohlenstoff, die im Eisen enthalten war, entschieden zu hoch, da ein großer Teil derselben im Eisen in Form von Carbiden enthalten ist und bei der Oxydation desselben als Kohlenwasserstoff frei wird. Da das Verhältnis des freien zum gebundenen Kohlenstoff in Eisen nicht genau festgestellt werden konnte, wurde der Gesamtwert des Kohlenstoffes in Abzug gebracht.

Die Menge des in der Kultur von den Bakterien gebundenen Kohlenstoffes von über 3 mg erscheint vielleicht auf den ersten Blick ziemlich gering, die in der Kultur gewachsene und zur Analyse verwendete Bakterienmenge war aber ganz bedeutend. Dieser Umstand erklärt sich daraus, daß die lebenden *Spirophyllum*-Fäden, wie bereits im morphologischen Teile näher erörtert wurde, außerordentlich wenig konsistent sind. Die lebenden Fäden besitzen aller Wahrscheinlichkeit nach einen Wassergehalt von über 90 %. Außerdem ist zu bedenken, daß der bei weitem größte Teil des Trockengewichtes der *Spirophyllum*-Fäden aus Eisenoxydhydrat besteht. Dieses Endprodukt der chemischen Umsetzung kann eben hier nicht wie bei anderen autotrophen Bakterien in das umgebende Wasser diffundieren, sondern bleibt in fester Form im Bakterienkörper zurück.

Die Analyse bestätigt zweifellos die bereits aus anderen Versuchen gewonnene Erfahrung, daß *Spirophyllum* bei seinem Wachstum in anorganischer Nährlösung anorganischen Kohlenstoff bindet.

Ist die Eisenspeicherung ein rein mechanischer Vorgang?

Durch die beschriebenen Untersuchungen wurde gezeigt, daß bei *Spirophyllum* mit dem Gewinn organischer Substanz aus anorganischer Kohlensäure notwendigerweise eine Oxydation von Eisenoxydul zu Eisenoxyd verbunden ist, wobei zugleich eine Speicherung des gebildeten Eisenoxydhydrats im Bakterienkörper stattfindet.

Zunächst ist zu beachten, daß bei *Spirophyllum* nicht eine Eiseninkrustation eintritt wie etwa die Kalkinkrustation bei gewissen Wasserpflanzen, z. B. *Chara, Cladophora, Elodea* usw. (vgl. Hassak, 1). Das abgeschiedene Eisenoxydhydrat bildet nicht eine mehr oder weniger starke Schicht um den Bakterienkörper wie der

abgeschiedene Kalk bei den erwähnten Wasserpflanzen, sondern das Eisenhydroxyd hat die *Spirophyllum*-Fäden durchdrungen, und zwar, soweit es sich unter dem Mikroskop beurteilen läßt, ganz gleichmäßig. Die Menge des abgeschiedenen Eisens ist im Innern des Fadens ebenso groß wie an der Peripherie. Etwas anders verhalten sich *Crenothrix polyspora*, *Clonothrix fusca* und *Leptothrix ochracea*. Bei diesen ist eine Differenzierung der Bakterienfäden in einzelne Zellglieder und eine äußere Gallertscheide deutlich zu beobachten. Die Eisenspeicherung tritt hier nur in der Scheide ein, aber auch hier ist das Eisen in der Gallertsubstanz der Scheide gleichmäßig verteilt. Mit dem Zunehmen der gespeicherten Eisenmenge nimmt auch das Volumen der Scheide zu. Nur bei ganz alten, meist schon abgestorbenen Fäden von *Spirophyllum* und anderen Eisenbakterien findet man manchmal eine Rostanhäufung außerhalb der Scheide, die aber aller Wahrscheinlichkeit nach auf rein mechanischem Wege entstanden ist. Mit Salzsäure ist diese Rostkruste leicht wegzulösen und es tritt dann der eisenhaltige Bakterienfaden deutlich hervor, da das in der Gallertsubstanz enthaltene Eisen in Salzsäure schwer löslich ist. Bei meinen Versuchen war eine Rostabscheidung außerhalb des *Spirophyllum*-Fadens nur an ganz alten Kolonien und auch nur in seltenen Fällen zu beobachten.

Es fragt sich nun, ob die Eisenspeicherung bei *Spirophyllum* von der Lebenstätigkeit des Organismus abhängig ist oder nicht. Da das Eisen nur immer innerhalb der Substanz des *Spirophyllum*-Fadens gespeichert wird, liegt der Schluß nahe, daß die Eisenspeicherung überhaupt nicht von der Bakterienzelle abhängig ist, sondern lediglich auf eine mechanische Tätigkeit der Gallertsubstanz des Fadens zurückzuführen ist. Molisch sucht diesen Schluß für *Leptothrix ochracea* zu beweisen. Er sagt (Molisch 6): „Das Auffallende liegt bei den Eisenbakterien gar nicht in einem spezifischen Oxydationsvermögen, sondern vielmehr in einer merkwürdigen Anziehungskraft der Gallertscheide für Eisenverbindungen". Er gründet diesen Satz hauptsächlich darauf, daß er in den Bakterienzellen von *Leptothrix* Eisen nicht nachweisen konnte und daß auch tote Scheiden von *Leptothrix* in eisenhaltigem Wasser eine gewisse Menge Eisen aufnehmen. Ich habe diese Angaben nachgeprüft und kann sie bestätigen.

Um genauer festzustellen, inwieweit tote Gallertmassen fähig sind, Eisensalze aufzunehmen, stellte ich weitere Versuche an. Die *Spirophyllum*-Fäden besitzen anscheinend eine ähnliche galler-

tige Konsistenz wie die Scheiden von *Crenothrix*, *Clonothrix* und *Leptothrix*. Ich bemühte mich nun zunächst eine Masse herzustellen, deren physikalische Beschaffenheit der Substanz der Gallertscheide der Eisenbakterien möglichst nahekam. Eine brauchbare Masse erhielt ich schließlich durch Härten von Gelatine in ca. 3-proz. Formollösung. Mit dieser so hergestellten Masse wurden folgende Versuche angestellt. Zunächst wurde festgestellt, daß die Masse aus sehr verdünnten Lösungen tatsächlich Eisen speichert. Die Gelatine gab, nachdem sie 24 Stunden in einer 0,001-proz. Lösung von Eisenchlorid gelegen hatte, eine starke Eisenreaktion, die weit stärker war, als sie einer Lösung von gleicher Konzentration zukommt. Dasselbe Resultat erzielte ich mit einer Lösung von Eisenoxydulsulfat. — Das Leipziger Leitungswasser gibt mit Blutlaugensalz keine deutliche Eisenreaktion. Nachdem sich die gehärtete Gelatine 8 Tage lang in fließendem Leitungswasser befunden hatte, gab sie eine sehr deutliche Reaktion.

Die Versuche zeigen also, daß tote Gallertmassen fähig sind, gewisse Mengen von Eisensalzen in sich aufzunehmen. Es ist hierbei vollkommen gleich, ob es sich um Oxyd- oder Oxydulsalze handelt. — Ich machte wiederholt die Beobachtung, daß z. B. auch die zähe Gallertmasse, die den Laich von Wasserschnecken (Planorbis) umgibt, ebenfalls oft beträchtliche Eisenmengen speichert. Die Laichmassen färben sich oft mit gelbem Blutlaugensalz und verdünnter Salzsäure tiefblau. Die Speicherung von Eisensalzen in Gallerte ist also ein allgemein verbreiteter Vorgang. Die Beobachtung von Molisch, der aus den Bakterienscheiden von *Leptothrix* das Eisen herauslöste und dann beobachtete, daß die toten Scheiden in eisenhaltigem Wasser wieder Eisen aufnahmen, ist somit vollkommen erklärt. Dennoch spielt die Eisenspeicherung bei dem Wachstum der Bakterien eine ganz wesentliche Rolle. Bei der rein mechanischen Speicherung wird in allen Fällen nämlich nur eine ganz bestimmte Menge Eisen von der Gallerte aufgenommen, ist dieser Punkt erreicht, so nimmt die Masse aus der Lösung von konstanter Konzentration kein Eisen mehr auf. Ich habe dies durch viele Versuche genau festgestellt. Ob ich z. B. die gehärtete Gelatine 8 Tage oder 4 Wochen lang in fließendem Leitungswasser liegen ließ, war für die gespeicherte Eisenmenge ganz gleich. Die Sättigung war bereits nach einigen Tagen eingetreten, und obwohl der Gelatine immer neues Eisen zur Verfügung stand, nahm sie doch keine Spur mehr davon auf. Derartige Versuche lassen sich

kolorimetrisch sehr genau durchführen. Bei den toten Bakterienscheiden ist genau derselbe Vorgang zu beobachten. Ganz anders liegt der Fall bei den lebenden Bakterien. Die *Spirophyllum*-Fäden nehmen solange Eisen auf, als sie lebenstätig sind. Dasselbe gilt von anderen Eisenbakterien. Bereits Winogradsky (2) beschreibt die an *Leptothrix* gemachte Beobachtung, daß nur der Teil der Scheide größere Mengen von Eisen speichert, der eine lebende Bakterienzelle enthält. Besonders deutlich können wir an *Crenothrix* und *Clonothrix* beobachten, daß die Scheiden durch Eisenaufnahme um so dicker werden, je älter die Fäden sind. Nach längerem Wachstum können die Scheiden weit mehr als das Zehnfache ihrer ursprünglichen Dicke erreichen. Tote Bakterienscheiden oder andere Gallertmassen nehmen bei der Eisenspeicherung nie auch nur im geringsten Grade an Volumen zu, auch steht die gespeicherte Eisenmenge in gar keinem Verhältnis zu der von den lebenden Bakterien aufgenommenen, sie ist im Vergleich zu dieser verschwindend gering.

Die chemische Natur der Gallerte kann hierbei keine wesentliche Rolle spielen. Nehmen wir z. B. an, die Gallertsubstanz wäre an sich alkalisch, so würde sich in derselben wohl eine größere Eisenmenge niederschlagen können, als in einer neutralen Gallerte, aber auch nur bis zu einem gewissen Sättigungsgrade. Ist dieser erreicht, so nimmt die Gallerte kein Eisen mehr auf. (Ganz anders würde natürlich der Fall liegen, wenn die Bakterienzelle dauernd Alkali in die Gallertsubstanz ausschiede. Dann liegt aber indirekt eine Lebenstätigkeit der Bakterienzelle und nicht ein mechanischer Prozeß der Gallerte vor.)

Aus dem Gesagten geht also hervor, daß sowohl bei *Spirophyllum* als auch bei den anderen Eisenbakterien die intensive Eisenspeicherung in irgend einem Zusammenhange mit dem Leben dieser Organismen stehen muß.

Besondere Beobachtungen machte ich noch bei meinen Versuchen mit *Spirophyllum*. Wenn man die beschriebenen Kulturen mit einer relativ geringen Menge Eisen und mit einem bestimmten, möglichst konstant bleibenden Überschuß von CO_2 versetzt, so ist in der Kultur mechanisch durch den Luftsauerstoff ausgefallenes Eisen nicht wahrzunehmen. Nach dem chemischen Massenwirkungsgesetz kann in einer $FeCO_3$-Lösung das Eisen eben nicht ausfallen, wenn CO_3-Ionen im Überschuß vorhanden sind. Die in der Kultur gewachsenen *Spirophyllum*-Fäden enthielten aber eine beträchtliche

Menge Eisenoxydhydrat gespeichert. Durch diese Tatsache ist unzweifelhaft bewiesen, daß bei *Spirophyllum* die Eisenspeicherung durch eine spezifische Wirkung des Organismus herbeigeführt wird. Einen ganz analogen Vorgang beschreibt Winogradsky (3) von *Leptothrix ochracea.*

Die intensive Eisenspeicherung bei *Spirophyllum* und den anderen Eisenbakterien muß also in irgend einem Zusammenhange mit dem Leben dieser Organismen stehen, und ist nicht auf einen rein mechanischen Prozeß zurückzuführen. Welcher Art dieser Zusammenhang ist, ist jedoch nicht ohne weiteres zu ersehen. Ob die Speicherung von den Organismen herbeigeführt wird, um irgend einen Nutzen daraus zu ziehen, oder ob dieselbe nur ein sekundärer Vorgang ist, indem sie vielleicht durch ausgeschiedene Stoffwechselprodukte (alkalische Sekrete, Sauerstoff usw.) herbeigeführt wird, geht aus den beschriebenen Beobachtungen nicht hervor. Vor allen Dingen ist sehr fraglich, ob die Eisenspeicherung bei allen als Eisenbakterien bezeichneten Organismen dieselbe Bedeutung und dieselbe Ursache hat.

Die Oxydation des Eisenoxydulkarbonates als Energiequelle.

Die beschriebenen Untersuchungen haben gezeigt, daß *Spirophyllum* imstande ist, bei Oxydation von Eisenoxydulkarbonat zu Eisenoxydhydrat den zu seinem Wachstum nötigen Kohlenstoff aus anorganischer Kohlensäure zu gewinnen.

Eine chemosynthetische Assimilation von Kohlensäure[1]) ist bereits von verschiedenen zu den Bakterien gehörigen Organismen bekannt. Zunächst zeigte Winogradsky (5), daß die von ihm rein kultivierten Nitrat- und Nitritbakterien ohne organische Substanz zu wachsen vermögen. Für die Nitritbakterien zeigte er, daß sie CO_2 assimilieren, mit den Nitratbakterien führte er diese Untersuchungen nicht durch, jedoch geht aus seinen Versuchen hervor, daß auch sie wahrscheinlich ihren Kohlenstoff durch Zerlegung von Kohlensäure gewinnen können. Gegen diese Untersuchungen Winogradskys ist später der Einwand erhoben worden, daß die von ihm kultivierten Bakterien bei der langen Versuchsdauer ihren Kohlenstoff aus den organischen Kohlenstoffverbindungen der Labo-

1) Der Ausdruck Chemosynthese ist von Pfeffer (1) eingeführt und bezeichnet die Bindung anorganischen Kohlenstoffes durch Zerlegung von Kohlensäure mit Hilfe chemischer Energiequellen.

ratoriumsluft gewinnen könnten. Dieser Einwand wurde jedoch später von Godlewsky (1) wenigstens für die Nitritbakterien widerlegt. Später wies Nathansohn (1) durch einwandfreie Untersuchungen nach, daß eine von ihm rein kultivierte Bakterienart, die imstande ist, Thiosulfat zu Tetrathionsäure und Schwefelsäure zu oxydieren, ihren Kohlenstoff aus anorganischer Kohlensäure gewinnt. Im Jahre 1906 bewies Kaserer (1) die CO_2-Assimilation für Wasserstoff oxydierende Bakterien. Nach neueren Untersuchungen von Niklewski (1) besorgen die Wasserstoffoxydationen hauptsächlich zwei verschiedene Bakterienarten, die er *Hydrogenomonas vitrea* und *H. flava* nennt. Bei normalem Sauerstoffdruck sollen beide nur zusammen befähigt sein, autotroph zu leben, aber nicht jeder einzelne Organismus in Reinkultur. Nach Kaserer (2) und Söhngen (1) sollen gewisse Bakterienarten fähig sein CH_4 und CO zu oxydieren und dabei gleichzeitig diese Verbindungen als Kohlenstoffquelle zu benutzen.

Ob die Schwefelbakterien fähig sind CO_2 zu assimilieren, bedarf neuer Untersuchungen. (Vgl. Winogradsky (4) und Molisch (7).)

Es sind also bereits eine ganze Reihe von Bakterienarten bekannt, die fähig sind, sich mit Hilfe chemischer Energiequellen anorganischen Kohlenstoff nutzbar zu machen.

Eisenbakterien sind, wie bereits erwähnt wurde, hauptsächtich von Winogradsky und Molisch in bezug auf ihre Ernährungsansprüche näher untersucht worden. Beide führten ihre Untersuchungen mit *Leptothrix ochracea* aus. Winogradsky sieht die Eisenoxydation als Quelle der Lebensenergie von *Leptothrix* an, von einer CO_2-Assimilation spricht er in seiner Arbeit nicht. Molisch zeigte später mit Reinkulturen desselben Organismus, daß er ohne Zusatz von Eisen oder Mangan in organischer Nährlösung gedeihen kann. Wie bereits erwähnt wurde, bilden diese beiden Resultate durchaus keinen Widerspruch. Die Frage, ob die Oxydation von Eisenoxydul zu Eisenoxyd für *Leptothrix* und andere Arten von Eisenbakterieu von ernährungs-physiologischer Bedeutung sein kann, bedarf weiterer Untersuchungen. Die in vorliegender Arbeit angeführten Resultate gelten zunächst nur für *Spirophyllum*.

Spirophyllum ist fähig, mit anorganischer Nahrung zu gedeihen. Eine Ernährung mit organischer Substanz ist bisher nicht gelungen, wie das bereits von den Nitrit- und Nitratbakterien, den Thiosulfatbakterien und den CO-oxydierenden Bakterien bekannt ist. Wie bei den Nitrit- und Nitratbakterien und den CO-oxydierenden Bak-

terien wirkt sogar ein Zusatz von organischer Substanz hemmend auf das Wachstum ein.

Daß sich nicht alle eisenspeichernden Bakterien in dieser Weise verhalten, ergibt sich daraus, daß Molisch *Leptothrix ochracea* in organischer Nährlösung ohne Zusatz von Eisen kultiviert hat. Daß *Spirophyllum* bei anderer Versuchsanordnung event. befähigt sein könnte, mit organischer Nahrung zu gedeihen, ist trotz meiner vergeblichen Versuche nicht ausgeschlossen, Es ist bereits von den Wasserstoffbakterien mit Sicherheit bekannt, daß sie je nach den angewendeten Kulturbedingungen sowohl autotroph als heterotroph zu leben vermögen (vgl. Lebedeff (1), Niklewski (1).)

Wie sich die verschiedenen Eisenbakterien in dieser Hinsicht verhalten, muß für jede einzelne Art besonders untersucht werden. Es ist schließlich sehr wohl möglich, daß es Eisenbakterien gibt, die, trotzdem sie durch ihre Lebenstätigkeit bedeutende Mengen Eisen speichern, dennoch nicht imstande sind, CO_2 zu assimilieren.

Mit der Konstatierung der Tatsache, daß *Spirophyllum* fähig ist, CO_2 durch Chemosynthese zu assimilieren, bleibt die Frage noch offen, wie sich dieser Vorgang im einzelnen abspielt. Ebensowenig wie für die anderen autotrophen Bakterien läßt sich hierüber für *Spirophyllum* etwas Bestimmtes sagen. Es sind ja auch die Prozesse der Photosynthese der Chlorophyll-Pflanzen noch unaufgeklärt. Die hierüber bestehenden Theorien gründen sich größtenteils auf Vermutungen. Da keine bestimmten Beobachtungen vorliegen, halte ich es nicht für angebracht, über den Vorgang der chemosynthetischen Assimilation bei *Spirophyllum* Hypothesen aufzustellen.

Bei jeder bis jetzt bekannten chemosynthetischen Assimilation finden wir einen gemeinsamen Faktor: die Assimilation ist in allen Fällen mit einem Oxydationsprozeß bestimmter Stoffe verkettet. So gewinnen z. B. die Wasserstoffbakterien ihre Assimilationsenergie durch Oxydation von Wasserstoff zu Wasser, die Nitritbakterien durch Oxydation von Ammoniak zu salpetriger Säure usw. Hierbei ist zu beachten, daß nur ganz bestimmte Organismen fähig sind, bestimmte chemische Stoffe zu oxydieren. Es können z. B. die Nitritbakterien nur Ammoniak zu salpetriger Säure, nicht aber salpetrige Säure zu Salpetersäure oder Wasserstoff zu Wasser oxydieren.

Ein solcher spezifischer Oxydationsprozeß liegt auch bei *Spirophyllum ferrugineum* vor, und zwar handelt es sich um die Oxy-

dation von Eisenoxydulkarbonat zu Eisenoxydhydrat. Man kann diesen Vorgang am einfachsten durch folgende Gleichung darstellen:

$$2\,FeCO_3 + O + 3\,H_2O = Fe_2(OH)_6 + 2\,CO_2.$$

Es ist mir bei meinen Versuchen nicht gelungen, das Eisenoxydulkarbonat durch andere Eisenoxydulsalze zu ersetzen. Auch Mangankarbonat konnte das Eisenkarbonat nicht ersetzen, obwohl, wie bereits erörtert wurde, die Möglichkeit dieses Ersatzes vielleicht nicht ausgeschlossen ist. Die Oxydation des Eisenoxydulkarbonates zu Eisenoxydhydrat kann theoretisch sehr wohl als Energiequelle für die CO_2-Assimilation angesehen werden. Die bei der Oxydation freiwerdende Wärmemenge ergibt sich aus folgender Berechnung.

$$\left.\begin{array}{ccccc} 2\,FeCO_3 + & 3\,H_2O + O = & Fe_2(OH)_6 + & 2\,CO_2 \\ 2 \times 184 & 3 \times 69 & 398 & 2 \times 103 \end{array}\right\} + 29 \text{ kg-Kal.},$$

d. h. pro Gramm oxydiertes Eisenoxydulkarbonat 125 g-Kal. Die Oxydation ist also mit einem beträchtlichen Energiegewinn verbunden. Im Vergleiche zu dem Energiegewinn anderer autotroph wachsender Bakterien ist derselbe aber ziemlich gering, es ist ungefähr die Hälfte der bei der Nitratbildung und $^1/_8$ der bei der Nitritbildung gewonnenen Wärmemenge (vgl. Jensen (1).)

Die bei dem Oxydationsprozeß freiwerdende Energiemenge ist natürlich nur von relativer Bedeutung für die CO_2-Assimilation der Organismen, was schon daraus hervorgeht, daß gewisse Bakterien, die Oxydationsprozesse mit großem Energiegewinn hervorrufen (wie z. B. die Bakterien der Essigsäuregärung), dennoch nicht imstande sind, CO_2 zu assimilieren.

Wie sich aus der Analyse ergibt, muß *Spirophyllum* eine recht beträchtliche Menge Eisen oxydieren, um einen Teil Kohlenstoff zu gewinnen. Das Verhältnis des oxydierten Eisens zum gewonnenen Kohlenstoff läßt sich bei der angewendeten Kulturmethode nicht sicher ermitteln, da es sehr schwierig wäre, die zugesetzte Menge $FeCO_3$ zu bestimmen. Außerdem ist sehr fraglich, ob dieses Verhältnis konstant ist, da bereits von den Wasserstoffbakterien bekannt ist, daß das Verhältnis des gebundenen Kohlenstoffes zum oxydierten Wasserstoff selbst in derselben Kultur zu verschiedenen Zeiten sehr variiert.

Aus einer Kulturreihe berechnete Winogradsky (vgl. Lafar (3),) daß die Nitritbakterien, um einen Teil Kohlenstoff zu gewinnen, 96 Teile salpetriger Säure bilden müssen. Die Menge Eisenoxyd-

hydrat, die von *Spirophyllum* bei den angewendeten Kulturbedingungen gebildet werden muß, um einen Teil Kohlenstoff zu gewinnen, ist allem Anschein nach noch weit größer. Falls *Spirophyllum* dieselbe Energiemenge aufwenden müßte, um einen Teil Kohlenstoff zu assimilieren, wie die Nitritbakterien, so würden hierbei über 750 Teile Eisenoxydhydrat im Bakterienkörper angehäuft werden. Aus oben erwähnten Gründen macht dieser Zahlenwert jedoch durchaus keinen Anspruch auf Genauigkeit.

Inwieweit bei anderen Eisenbakterien die Eisenspeicherung für die chemosynthetische Assimilation von CO_2 von Bedeutung ist, ist fraglich. Es ist nicht erwiesen, daß die Oxydation des Eisenoyydulkarbonates, auch wenn sie durch den Organismus herbeigeführt wird, diesen zur CO_2-Assimilation befähigen muß. Selbst bei *Spirophyllum* könnte event. teilweise Eisen gespeichert werden, ohne daß damit eine CO_2-Assimilation verkettet wäre. Es sind z. B. auch die Wasserstoffbakterien in organischer Nährlösung vielleicht fähig, H zu oxydieren, ohne dabei CO_2 zu assimilieren, doch bedarf dieser Vorgang weiterer Untersuchungen (vgl. Niklewski (2).) Die Eisenspeicherung könnte von den Bakterien ja auch zu anderen Zwecken herbeigeführt werden, sie könnte ihnen z. B. als Schutzmittel dienen.

Uber die Ursachen der Eisenspeicherung lassen sich ebenfalls bestimmte Angaben nicht machen. Daß die Eisenspeicherung bei *Spirophyllum* tatsächlich durch die Lebenstätigkeit des Organismus herbeigeführt wird, wurde bereits erörtert. Ob die eigentliche Oxydation von dem Organismus durch Ausscheidung von Sauerstoff herbeigeführt wird, ist damit aber noch nicht gesagt. Das Eisen könnte ebensogut als Eisenoxydulhydrat in dem Bakterienkörper niedergeschlagen werden und dieses könnte, da es außerordentlich leicht Sauerstoff aufnimmt, durch den im Wasser gelösten Luftsauerstoff oxydiert werden. Die Eisenspeicherung könnte also auch dadurch zustande kommen, daß dem Eisenoxydulkarbonat von *Spirophyllum* die CO_2 entzogen würde, oder daß z. B. alkalische Stoffwechselprodukte ausgeschieden würden, ähnlich wie das bei den erwähnten Wasserpflanzen der Fall ist, die durch Alkaliausscheidung das Calciumbikarbonat zerlegen und die freiwerdende CO_2 assimilieren.

Ob bei *Spirophyllum* diese Prozesse im Innern der eigentlichen Bakterienzelle vor sich gehen oder ob sie außerhalb derselben in der umgebenden Hülle stattfinden, läßt sich nicht ohne weiteres

entscheiden. Meiner Ansicht nach ist es nicht notwendig, daß diese Prozesse im Innern der Zelle stattfinden müssen, auch wenn sie vielleicht indirekt das Mittel zur chemosynthetischen Assimilation sind. Bei den Wasserpflanzen, die eine Kalkinkrustation aufweisen, tritt nach den Untersuchungen von Hassak (2) das gelöste Calciumkarbonat auch nicht erst in das Innere der Pflanzenzelle, um dann wieder als Monokarbonat ausgeschieden zu werden, trotzdem die Ausfällung von der Pflanze herbeigeführt wird und ihr die freiwerdende CO_2 als Nahrung dient. Versuche zur Entscheidung dieser Frage habe ich mit *Spirophyllum* nicht angestellt.

Die vorstehende Arbeit wurde im Laboratorium des Botanischen Institutes der Universität Leipzig ausgeführt. Für die vielfachen Anregungen bin ich Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Pfeffer in ganz besonderer Weise zu Danke verpflichtet. Desgleichen spreche ich den Herren Prof. Dr. Miehe und Dr. Gießler für ihre Unterstützung meinen verbindlichsten Dank aus.

Zusammenstellung der hauptsächlichsten Resultate.

Spirophyllum ferrugineum Ellis und *Gallionella ferruginea* Ehrenberg sind morphologisch wesentlich verschieden. Ob es sich um verschiedene Wachstumsformen desselben Organismus oder um verschiedene Arten handelt, geht aus den beschriebenen Untersuchungen nicht mit Sicherheit hervor.

Die in der Literatur für die Kultur anderer Eisenbakterien angegebenen Methoden ergaben mit *Spirophyllum* kein Resultat.

Die Herstellung von Reinkulturen von *Spirophyllum* gelang durch fortgesetztes Überimpfen in eine Nährlösung, die außer anorganischen Salzen kohlensaures Eisenoxydul, aber keine organischen Nährstoffe enthielt.

Das Licht hat auf das Wachstum von *Spirophyllum* und wahrscheinlich auch auf das Wachstum anderer Eisenbakterien keinen Einfluß.

Die Temperatur ist für das Wachstum der Eisenbakterien von wesentlicher Bedeutung. *Spirophyllum* ist im Gegensatz zu anderen Eisenbakterien ausgesprochen kälteliebend.

Ohne Eisenzusatz war ein Wachstum von *Spirophyllum* nicht zu erzielen.

Andere Metalle konnten das Eisen nicht vertreten.

Bei Zusatz einer Lösung von Eisenoxydulkarbonat gedieh *Spirophyllum* vorzüglich.

Andere Eisenoxyd- und Oxydulsalze konnten das Eisenoxydulkarbonat nicht ersetzen.

Spirophyllum ferrugineum ist aërob.

Der Einfluß der freien Kohlensäure ist direkt nicht nachzuweisen, da bei Abwesenheit von CO_2 in den beschriebenen Kulturen die Bildung von Eisenoxydulkarbonat ausgeschlossen ist.

Spirophyllum gedeiht bei vollkommenem Ausschluß organischer Substanz.

Bei Zusatz von organischer Substanz wird das Wachstum von *Spirophyllum* stark gehemmt resp. ganz aufgehoben.

Die quantitative Kohlenstoffbestimmung aus dem Ertrag einer Kultur bestätigt den Gewinn organischer Substanz aus Kohlensäure. Die relativ geringe Menge des gefundenen Kohlenstoffes erklärt sich aus dem hohen Wasser- und Eisenoxydhydrat-Gehalt der lebenden *Spirophyllum*-Fäden.

Die Eisenspeicherung ist bei *Spirophyllum* auf die Lebenstätigkeit des Organismus zurückzuführen.

Die Oxydation des Eisenoxydulkarbonates zu Eisenoxydhydrat muß als Energiequelle für die chemosynthetische Assimilation von CO_2 angesehen werden.

Literatur-Verzeichnis.

Adler (1), Centralbl. f. Bakteriol., II. Abt., 1904, Bd. XI, S. 277.
Büsgen (1), Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1894, Bd. XII, S. 147.
Cohn (1), Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Heft 3, S. 186 u. 202.
Ehrenberg (1), Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig 1838.
Ellis (1), Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Vol. XXVIII, part. I (No. 6), 1897, p. 21. — Vgl. auch Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1907, Bd. XIX, S. 505.
— (2), Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1907, Bd. XIX, S. 505.
— (3), A. a. O., S. 502.
— (4), A. a. O., S. 511.
— (5), Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1910, Bd. XXVI, S. 321.
Godlewsky (1), Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. in Krakau, 1892, S. 408.
Hassak (1), Unters. aus d. Botan. Inst. zu Tübingen, S. 473.
— (2), A. a. O., S. 476.
Jackson (1), Hygien. Rundschau, 1904, S. 19.
Jensen (1), Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. XXII, S. 312.
Kaserer (1), Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1906, Bd. XVI, S. 681.
— (2), A. a. O., S. 769.

Lafar (1), Techn. Mykologie, II. Aufl., Jena 1904—1906, Bd. III, S. 194.
— (2), A. a. O., S. 193.
— (3), A. a. O., S. 164.
Lebedeff (1), Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1904, Bd. XXVII, S. 598.
Migula (1), Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1897, Bd. XV, S. 321.
Molisch (1), Die Eisenbakterien. Jena 1910.
— (2), A. a. O., S. 25.
— (5), A. a. O., S. 41.
— (3), Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.
— (4), A. a. O., S. 60.
— (6), A. a. O., S. 71.
— (7), Die Purpurbakterien. Jena 1907, S. 64.
Nathansohn (1), Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel, 1902, Bd. XV, Heft 4.
Niklewski (1), Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, Bd. XLVIII, S. 113.
— (2) A. a. O., S. 136.
Pfeffer (1), Pflanzenphysiologie, II. Aufl., S. 346.
Rößler (1), Archiv der Pharmazie, 1895, Bd. 233, S. 189.
Schorler (1), Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1904, Bd. XII, S. 681.
— (2), A. a. O., S. 692.
— (3), A. a. O., S. 691.
Söhngen (1), Centralbl. f. Bakt., II. Abt., 1906, Bd. XV, S. 513.
Winogradsky (1), Botan. Zeitung, 1888, Bd. 46, S. 261.
— (2), A. a. O., S. 267.
— (3), A. a. O., S. 266.
— (4), Botan. Zeitung, 1887, Bd. 45, S. 489.
— (5), Annales de l'Inst. Pasteur, 1890, Bd. IV, p. 213 und 1891, Bd. V, S. 517.
Zopf (1), Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über *Crenothrix polyspora*, die Ursache der Berliner Wasserkalamität. Berlin 1879.

Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band XLIX.

Über die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter.

Arbeit aus dem botanischen Institut der Universität Marburg.

Von

Nicolas T. Deleano.

Mit 7 Textfiguren.

Einleitung.

Die Frage nach der Leistung der Siebröhren und die allgemeinere nach den Wegen für die schnelle Wanderung der Kohlehydrate und Eiweißstoffe beschäftigt Herrn Professor Arthur Meyer schon längere Zeit.

Geklärt sind diese Fragen ja keineswegs, auch ist ihre Lösung bisher noch nicht ernstlich versucht worden. Schon Mohl sprach 1855 (S. 897) aus, daß der „Nahrungssaft" aus den Blättern abwärts fließe in den dünnwandigen Zellen der Baste — namentlich in den Siebröhren.

Durch Hansteins und seiner Vorgänger Versuche war bewiesen, daß sich in der sekundär verdickten Achse der Dikotyledonen die plastischen Stoffe vorzüglich in der sekundären Rinde bewegen, und Hanstein (1860, S. 445) ist auch der Meinung, daß die Siebteile oder Siebstränge, wie er sagt: „die Bündel unverdickter Baströhren" für die Leitung der plastischen Stoffe wichtig seien; er schließt das vorzüglich aus seinen Ringelungsversuchen an *Nerium Oleander* und *Solanum Dulcamare*, Pflanzen, welche Siebröhren in der Markscheide führen.

1863 (A) sprach Sachs, veranlaßt durch den Gehalt der Siebteile an Eiweißstoffen, die Meinung aus, daß die Siebteile der Leitbündel es seien, welche die Eiweißstoffe leiteten, allerdings dienten sie seiner Meinung nach nebenbei (S. 50) auch zur Stärkeleitung,

da sie ja auch Stärke enthalten könnten. Die eigentlichen Leitungsbahnen für Kohlehydrate sind ihm jedoch die Parenchymschichten der Blattstiele und der Rinde.

Im gleichen Jahre (1863 B) spricht Sachs weiter die Ansicht aus, daß es vorzüglich die Stärkeschicht (Stärkescheide) sei, in welcher die Stärke (die Kohlehydrate) wandere.

Demgegenüber hat Herr Professor Meyer 1883, S. 27 und 28 folgendes gesagt: „Trotzdem aber die Stärke weder in den assimilierenden grünen Zellen noch in den farblosen der Reservestoffbehälter zu finden ist, geht den Zellen der Pflanze die Fähigkeit, Stärke zu bilden, durchaus nicht völlig ab. In der Umgebung der Gefäßbündel der Blattnerven findet man nämlich fast immer als Einschlüsse der hellgrünen Chlorophyllkörner der Parenchymzellen farblose, kugelige Massen, die sich mit Jodwasser rot und violett färben und schon durch sehr dünne Jodkaliumlösung sofort unter Rotfärbung quellen. Es sind dies durch die Fermente der Zellen stark veränderte Stärkekörner, die sich bei *Gentiana lutea* nur noch in der Gefäßbündelscheide der Blattstiele ausbilden können, einer Gewebeschicht, welcher diese Eigenschaft auch bei stärkereichen Pflanzen besonders zukommt, was veranlaßt hat, sie als den hauptsächlichsten Transportweg für die Stärke zu betrachten. Diese Auffassung scheint, wie ich an anderer Stelle noch näher auseinandersetzen werde, unrichtig zu sein. Das Vorkommen der Stärkekörner an der besprochenen Stelle bei *Gentiana lutea* scheint, wie in allen anderen ähnlichen Fällen, seinen Grund vielmehr darin zu haben, daß die große Menge von Kohlehydraten, die von den Blättern erzeugt werden, hauptsächlich ihren Weg durch die wenigen Elemente des Blattspurbündels nehmen müssen, so daß die denselben direkt angrenzenden Zellen durch Diffusion einen so großen Überschuß von diesen Substanzen erhalten, daß sie gezwungen sind, denselben in Form des kondensierten Reservematerials, der Stärke, niederzulegen. Die Gefäßbündelscheide würde auch nur einen sehr kurzen Leitungsweg für die Kohlehydrate bilden, da sie ja nur einige Zentimeter lang ist und in den hier und da meterlangen unterirdischen Teilen der Pflanze durchaus fehlt. Mir scheint daher die Theorie viel mehr Wahrscheinlichkeit zu besitzen, daß die Siebröhren die vorzüglichsten Diffusionswege der gelösten stickstofffreien und stickstoffhaltigen Assimilationsprodukte der Blätter sind, wozu sie durch den direkten Zusammenhang der Protoplasmakörper ihrer Glieder sehr geeignet erscheinen.“

Schimper (1885) meinte dagegen, daß die Leitung der Kohlehydrate in dem Parenchym der Blattnerven und Blattstiele, mit Ausschluß der Stärkeschicht, erfolge, nicht in den Leitbündeln. Seine Beweise für diese Ansicht erscheinen jedoch, wie Herr Prof. Meyer an anderer Stelle zeigen wird, völlig ungenügend.

Heine (1885) machte Versuche, vorzüglich Ringelungsversuche, an Keimpflanzen, durch welche er zeigte, daß die „Stärkescheide“ nicht das hauptsächliche Leitungsorgan für die Kohlehydrate ist. Er sagt:

„Die in den Stärkezellen vorkommende Stärke ist nicht auf Wanderung begriffen, ein Stoffaustausch findet in ihnen nicht von Zelle zu Zelle statt, sondern die Stärke befindet sich in ihnen in einer Art von Ruhezustand, und das zu ihrer Bildung notwendige Material wird ihr aus der in allen Parenchymzellen nachweisbaren und hier offenbar auf Wanderung begriffenen Glykose geliefert.“

Zuletzt hat sich Friedrich Czapek (1897) eingehender mit der Frage nach der Leitung der plastischen Stoffe beschäftigt, in einer Arbeit, welche betitelt ist: „Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper“.

Diese Arbeit soll hauptsächlich zeigen, daß alle Assimilate in den Siebteilen der Leitbündel wandern. Er faßt unter: „Assimilaten entgegen dem herkömmlichen botanischen Gebrauche, welcher nur die Kohlehydrate als direkte Assimilationsprodukte bezeichnet, alle im Pflanzenkörper synthetisch gebildeten organischen Stoffe zusammen“ (S. 2), sowohl die stickstofffreien als stickstoffhaltigen, also mindestens die plastischen Stoffe; vielleicht meint er sogar noch andere. Die Siebteile der Leitbündel sind also nach ihm die einzigen Transportwege auf lange Strecken für sämtliche Assimilate (S. 24).

Er teilt also die Ansicht Mohls und wesentlich auch die von Herrn Prof. A. Meyer. Er widerspricht der Ansicht Sachs' von der Bedeutung der „Stärkescheide“ für die Leitung der Kohlehydrate wie Heine und wie Herr Prof. A. Meyer und der Meinung Schimpers, daß die Kohlehydrate in der „Leitscheide“ [1]) wandern (S. 23). Freilich spricht Czapek der Leitscheide nicht alle Bedeutung als Leitungsweg ab, denn er sagt S. 23:

1) Wie Herr Prof. A. Meyer an anderem Orte zeigen wird, versteht Schimper eigentlich, nach seinen Beispielen, unter Leitscheide teilweise das Parenchym der Blattstiele, teilweise die Endodermis.

„Anderseits muß aber zugegeben werden, daß den Leitscheiden gewiß eine Funktion bezüglich der Ableitung der Assimilate zuzusprechen ist und daß sie entschieden als Leitparenchym zu betrachten sind, welches bis zu einem gewissen Grade die Siebteile der Nerven, die ja doch relativ schwach entwickelt sind, in ihrer Leistung unterstützen. Ebenso gewiß ist aber nach dem Ergebnis unserer Resektionsversuche an Blattstielen, daß vom Grunde der Lamina an der Transport der Assimilate völlig durch die Leistung der Leptomteile der Leitbündel im Blattstiel besorgt wird."

Da Herr Prof. Meyer schon 1883 ausgesprochen hatte, daß die Siebröhren auch die Kohlehydrate zu leiten schienen, und nach Beweisen für diese Meinung suchte, interessierten ihn die Versuche, welche Czapek zum Beweise seiner Anschauung angestellt hatte. Es schien ihm, als seien die meisten der Versuche durchaus nicht einwandsfrei, vorzüglich die nicht, welche mit Laubblättern angestellt waren, weil 1. bei diesen teilweise die vergleichenden Versuche nicht mit einem Blatte, sondern mit einzelnen verschiedenen, niemals sicher gleichen Blättern angestellt wurden, teilweise die Einzelheiten vorher nicht genügend kontrolliert wurden (Versuch 1, Czapek), und weil 2. Czapek die Tatsache nicht genügend berücksichtigt hatte, daß der Stärkeverlust des Blattes nicht allein nur durch Auswanderung hervorgerufen wird, wie das auch wieder durch die Resultate von Bäseckes Beobachtungen (1908) in den Vordergrund gestellt worden ist.

Wenn in einem an der Pflanze sitzenden Blatte die Stärke verschwindet, so kann das ja verschiedene Gründe haben. Die verschwindende Stärke wird immer „transformiert", zuerst in Zuckerarten, diese werden dann 1. veratmet, 2. vielleicht in Eiweißkörper oder andere Körper umgewandelt, 3. in die Pflanze gesandt. Also nur ein Teil der verschwindenden Stärke wandert aus. In abgeschnittenen Blättern verschwindet die Stärke infolge von Transformation in Zucker, Kohlensäure + Wasser, eventuell auch Eiweißkörper ebenfalls nach und nach, nur die Auswanderung ist unmöglich.

Herr Professor Meyer veranlaßte mich nun, unter seiner Leitung eine genaue Nachuntersuchung der Czapekschen Versuche unter Berücksichtigung der eben angedeuteten Einwände zu machen, vorzüglich auch deshalb, weil ihm die interessante Fragestellung Czapeks über den Einfluß der Plasmolyse und der Narkose auf die Auswanderung der Kohlehydrate einer weiteren Verfolgung würdig erschien.

Es wird die Darstellung vereinfachen, wenn wir zuerst über die Versuche Czapeks, welche uns hier interessieren, kurz referieren und sie gleich mit Nummern versehen, auf welche wir uns später beziehen können.

Czapek stellte zuerst eine Reihe von Versuchen mit Laubblättern, vorzüglich mit Weinblättern, an, die ich der Reihe nach aufführe und numeriere.

Versuche mit Blättern von *Vitis vinifera.*

Versuch 1 (1897, S. 4).

Czapek schnitt am 8. Juli 6^{30} Uhr nachm. an der oberen Hälfte des Blattstieles „dreier kräftiger Blätter eines Weinstockes" ein 1—2 mm langes Stück so heraus, daß nur gerade die eine Blattstiellängshälfte bis zur Mediane des Blattstieles intakt blieb. Von einer Untersuchung des anfänglichen Stärkegehaltes der operierten Blätter sagt Czapek nichts. „Nach einer windstillen und warmen Nacht" untersuchte er mittels der Sachsschen Jodprobe die Blätter wieder und fand folgendes: „An Blatt 1 war an der operierten Seite in der Lamina ein schwarzblaues Netz längs der feinsten Nerven sichtbar; die andere Spreitenhälfte war vollkommen farblos. Blatt 2 war auf der operierten Seite schwärzlich, die Laminarlappen der anderen Seite viel blasser. An Blatt 3 war mehr als die Hälfte des Blattstiels durch einen nicht medianen, doch vertikalen Einstich reseziert worden. Die operierte Laminaseite war deutlich dunkler als die ebenfalls schwärzliche andere Hälfte".

Er sagt dann S. 7, er habe solcher Versuche eine große Anzahl im Sommer und Herbst ausgeführt, beschreibt dieselben jedoch nicht.

Czapek schließt aus diesen Versuchen folgendes (S. 7): Die Kohlehydrate bewegen sich nicht im parenchymatischen Grundgewebe (im Gegensatz zu Schimpers Anschauung), sondern im Leptom. Denn (S. 3) im Parenchym könnte ebensogut Längs- wie Querleitung erfolgen, während die Leptombahnen gerade verlaufen und deshalb der gemachte Einschnitt eine Unterbrechung der Leitung zur Folge haben müsse.

Versuch 2 (S. 26).

Czapek brühte (10^{15} Uhr vorm.) eine 2,5 cm lange Strecke des Stieles eines Blattes einer Topfpflanze von *Cucurbita* 10 Minuten durch strömenden Wasserdampf ab und sagt weiter darüber: „sie war sofort schlaff und tot. Sodann wurde das operierte Stück in nasse Watte gewickelt. Am folgenden Tage 5 Uhr nachm., also nach ungefähr 18-stündiger Belichtung des gebrühten Blattes, wurde die Pflanze mittels Pappezylinders verdunkelt, nachdem ich mich überzeugt hatte, daß die sämtlichen Blätter der Pflanze reichlich Stärke gebildet hatten. Die Witterung in der folgenden Nacht war warm und günstig. Am anderen Morgen 9 Uhr (also nach 16 Stunden) ergab die Jodprobe, daß die nicht operierten Blätter vollkommen stärkeleer waren. Das operierte Blatt war von normalem Turgor und frisch. Alle, auch die feinsten Nerven wurden bei der Jodprobe tiefschwarz, ebenso das Parenchym dunkelschwärzlich; lichtere Zonen nur hier und da zwischen schwarzen Parenchyminseln und Nerven".

Versuch 3 (S. 27).

Czapek gibt an, daß er ähnliche Versuche, die er nicht beschreibt, mit den Blättern von *Phaseolus* und *Cucurbita Pepo* gemacht habe, in denen er die Tötung durch Chloroformdampf bewirkte.

Czapek schließt aus Versuch 2 u. 3 folgendes: Die getöteten Blattstielpartien verhindern die Ableitung der Assimilate aus der Blattspreite. S. 27 sagt er: „Wenn wir in dieser Weise feststellen können, daß abgebrühte Blattstiele nicht mehr die Ableitung der Assimilate gestatten . . .“

Versuch 4 (S. 28).

Czapek umgab die teilweise mit leichten, längs verlaufenden Einschnitten versehenen Stiele von Blättern von *Cucurbita Pepo*, *Phaseolus multiflorus* oder *Vitis vinifera* mit Chloroformwasser (1 Teil konzentriertes Chloroformwasser mit 10 Teilen, höchstens 5 Teilen Wasser) am Morgen und beleuchtete sie so bis zum Abend; zugleich wurden gleichalterige Kontrollblätter ohne Chloroformwasser, sonst unter gleiche Verhältnisse gebracht.

Am Abend erwiesen sich Stücke aller Blätter bei der Jodprobe als stärkereich. Nun wurde die ganze Pflanze verdunkelt und dann wurden die betreffenden Blätter um 7—8 Uhr des anderen Morgens der Jodprobe unterworfen (sie waren also ungefähr wohl 12 Stunden verdunkelt). Das Resultat war: „völlige Abwesenheit von Stärke in den Kontrollblättern und sehr unvollkommene Entleerung der Lamina“ der Blätter mit den narkotisierten Stielen. Die narkotisierte Blattstielstrecke erschien mikroskopisch und makroskopisch normal.

Es wurde nun das Chloroform von den Stielen einiger der Blätter, deren Stiel mit Chloroform umgeben war, entfernt und die Spreiten nach 2 und 3 Tagen der Jodprobe unterworfen. Czapek sagt (S. 29): „Die Jodprobe am zweitnächsten Morgen ergab ebenfalls noch keine normale Entleerung der Lamina. Erst nach 3 Tagen hatte sich der normale Zustand wie vor der Narkose wiederhergestellt“.

Das heißt wohl, erst am dritten Tage hatten die Blätter die Stärke völlig verloren.

Czapek schließt aus diesem Versuche folgendes: „Es ist dadurch nachgewiesen, daß bei der Fortleitung der Assimilate, wie sie aus den Blättern in den Stamm stattfindet, Vorgänge in Betracht kommen, welche durch Chloroformwirkung aufgehoben werden. Wenn die Elemente der transportierenden Gewebestränge narkotisiert sind, so sind sie nicht imstande, ihre Funktion auszuführen“.

Versuch 5 (S. 30).

Czapek umgab am Morgen eine Strecke des Blattstieles der Blätter von *Phaseolus*, *Cucurbita* oder *Vitis* mit 5-proz. Kalisalpeterlösung, beleuchtete die Blätter bis zum Abend, wo sie mit Stärke gefüllt erschienen und untersuchte die nun verdunkelten Blätter am anderen Morgen. Sie erwiesen sich stärkeleer.

Bezüglich der Wirkung der Kalisalpeterlösung sagt Czapek: „Die Untersuchung von Querschnitten und Längsschnitten aus Blattstielen der untersuchten Pflanzen zeigte mir, daß in allen Elementen nach Einlegen der Schnitte in 5-proz. Kalisalpeter binnen $^1/_2$ Stunde Plasmolyse eintrat. Wurde die Salpeterlösung durch Wasser ersetzt, so stellte sich binnen 1 Stunde allenthalben der normale Turgor wieder her. Auch Blattstielstücke der erwähnten Versuchspflanzen, in 5-proz. Salpeter eingelegt, zeigten in 1 Stunde ein

schlaffes welkes Aussehen, und alle Zellen erwiesen sich bei der mikroskopischen Untersuchung als plasmolysiert. In Wasser gewannen die Blattstiele rasch ihren früheren Turgor wieder.

Wichtig ist, daß auch 24-stündiges Liegen der Blattstiele in der Salpeterlösung es nicht verhinderte, daß dieselben durch 12-stündiges Einlegen in Wasser wieder ganz straff und prall wurden und alle Zellen vollkommen gesundes Aussehen hatten. — Wendet man 10-proz., statt 5-proz. Salpeterlösung an, so ist der Erfolg nicht derselbe. Die operierten Blätter entleeren sich nicht mehr. Die Untersuchung der eingeschlossenen plasmolysierten Blattstielstrecke zeigt ohne weiteres, daß die Zellen daselbst abgetötet sind, zum größten Teile, und infolgedessen ist diese Stielstrecke leistungsunfähig geworden".

Czapek schließt aus diesen Versuchen folgendes (S. 31): „Die Plasmolyse der leitenden Gewebe stört demnach nicht im mindesten die Erfüllung ihrer Funktion; sie sind tätig wie sonst".

Czapek stellte ferner eine Reihe von Ringelungsversuchen, vorzüglich mit *Salix fragilis* und *Populus canadensis* an.

Versuch 6 (S. 10).

Es wurden 1 bis 1,5 cm dicke, ungefähr 30 cm lange Achsenstücke der Pflanzen unter Zurücklassung einer ⌊⌉-förmigen, 5 mm breiten Brücke, deren oberer und unterer Schenkel 1 cm, deren Querbinde 20 mm lang waren, geringelt und in einem dampfgesättigten Raume, im März ungefähr 25 Tage, bei schwach diffusem Lichte aufgehängt gelassen. Es bildete sich unten am horizontalen Streifen der Brücke unter der zuführenden oberen Brücke einmal ein üppiger Kallus mit Wurzeln, das andere Mal ein schwacher Kallus, der in einer Entfernung von 7—8 mm aufhörte.

Czapek schließt aus diesen Versuchen: „In der Tat haben unsere Versuche gezeigt, daß der letztere Fall (daß „die Querleitung nur in sehr beschränktem Maße möglich ist") der in Wirklichkeit vorhandene ist. Kallus bildete sich seitlich von der zuführenden Brücke nur schwach und hörte in einer Entfernung von wenigen Millimetern ganz auf".

Er meint: „Man muß dann unbedingt den gestreckten, der Stammachse parallel laufenden Elementen die Hauptrolle zuweisen". Also er meint, es sei damit ein Beweis dafür erbracht, daß die Siebstränge die Leitung der plastischen Stoffe der Hauptsache nach besorgen.

Versuche mit Blättern.

Die Versuche 1 bis 5 von Czapek sind von uns an Weinblättern nachgeprüft worden. Es standen uns einige große, reich blühende und fruchtende Weinstöcke, die an einer Südmauer im Botanischen Garten stehen, zur Verfügung. Da aus unausgewachsenen Blättern die Stärke infolge des Verbrauches der Kohlehydrate zum Wachstum relativ schnell und unregelmäßig verschwindet, so wurden nur ganz gesunde, junge, aber völlig ausgewachsene Blätter zu den Versuchen benutzt.

Zur Nachweisung der Stärke in den Weinblättern bedienten wir uns der Jodprobe in der Art, wie sie schon von Bäsecke (1908 S. 46) angewandt wurde. Die Weinblätter wurden in siedendem Alkohol von 96 % unter Benutzung eines weithalsigen Kolbens und eines Rückflußkühlers ausgekocht, bis sie völlig farblos waren. Hierauf wurden sie in Wasser ausgewaschen und dann in verdünnte Jodjodkaliumlösung gelegt (ein Vol. einer Lösung von: 2 g Jod + 4 g Jodkalium + 500 ccm Wasser auf 5 Vol. Wasser). Alle Blattstücke eines Versuches wurden zugleich in die Lösung gebracht und darin gelassen, bis die Blaufärbung ihr Maximum erreicht hatte (½—1 Stunde); dann wurden sie meist in Wasser zurückgebracht, um die Färbung langsam abblassen zu lassen und weiter zu vergleichen.

Andere Blätter, welche durch die Jodlösung zu braun gefärbt wurden, wurden nachträglich in Chloraljodlösung (Arthur Meyer, 1907, S. 206) gelegt, in welcher die reine Stärkefärbung hervortritt.

Außer der Jodprobe wurde von uns die quantitative Bestimmung der Kohlehydrate und die Bestimmung der Trockensubstanz bei der Untersuchung der durch Czapek angeregten Fragen benutzt; beide Methoden sind an den betreffenden Stellen genauer beschrieben.

Vorversuche.

Vorversuche mit der Jodprobe. Wir begannen damit, eine Reihe von Versuchen zu machen, welche uns über die Größe der Transformation und Auswanderung, welche unsere Blätter unter verschiedenen Umständen ausführen, aufklären sollten.

Versuch A. An der Pflanze befindliche Blätter. Der Versuch wurde am 14. Juni 1910, abends 5 h begonnen. Das Blatt zeigte sich bei Untersuchung eines Stückes desselben mittels der Jodprobe stärkereich. Es wurde an der Pflanze belassen und seine eine Hälfte wurde bis zum Mittelnerven mit Stanniol umhüllt, während die andere Hälfte frei blieb und am Tage assimilieren konnte. Von Zeit zu Zeit wurde ein Stück des Blattes abgeschnitten und untersucht. Die Tabelle A enthält die Resultate.

Aus diesen Resultaten geht hervor, daß die Stärke zwischen 27 und 30 Stunden, ungefähr nach 28 Stunden aus der mit der belichteten Hälfte in Verbindung stehenden Hälfte verschwunden war.

Tabelle A. Temp. 14°.

14. Juni 1910 5 Uhr nachm.	Die assimilierende Hälfte	Die mit Stanniol umhüllte Hälfte
Sofort	Intensiv blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)	
Nach 17 Std.	Weniger intensive Reaktion wie 2	Weniger intensive Reaktion wie 2_1
„ 22 „	Intensive blaue Färbung	Schwache Reaktion wie 2_2
„ 27 „		Spuren
„ 30 „		Keine Reaktion
„ 44 „	Weniger intensive Reaktion	
„ 50 „	Intensive blaue Färbung	

Versuch B. Eine Blatthälfte an der Pflanze, die abgeschnittene teils mit Oberseite, teils mit Unterseite auf Wasser. Die Versuche wurden im Juni, am späten Vormittage begonnen. Die Temperatur betrug ungefähr 19°. Die Untersuchung der Blattspitzen (Fig. 1, 1) zeigte, daß die beiden Hälften des Blattes (rechts und links vom Mittelnerven) gleich stärkereich waren. Von den an der Pflanze sitzenden Blättern wurde die eine Hälfte dicht neben dem Mediannerven weggeschnitten. Die am Baume verbliebene Blatthälfte wurde verdunkelt durch Stanniol, die abgeschnittenen Teile geteilt, von denen der eine mit der oberen, spaltöffnungsfreien Seite, der andere mit der unteren, spaltöffnungsführenden Seite auf Wasser aufgelegt wurde; beide Proben wurden im Dunkeln gehalten. Die Resultate der Untersuchung sind in den Tabellen B α und β zusammengestellt, zu welchen Fig. 1 gehört. In dieser Figur sind die Jodfärbungen möglichst genau in ihrer Intensität wiedergegeben durch die hellere oder dunklere Schattierung.

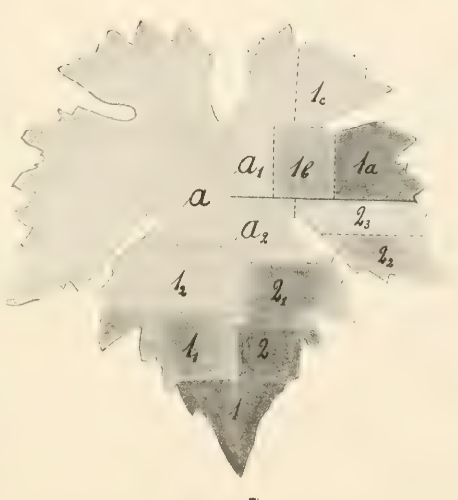


Fig. 1.

Im Jahre 1909 wurden zuerst 5 Versuche gemacht, bei denen jedoch nur in Intervallen von ungefähr 10 Stunden die Untersuchung vorgenommen wurde. Nur der Versuch, zu welchem die Figur 1 gehört, mag hier Platz finden.

Tabelle B α.

Versuch 1909.

21. Juni 10^{30} Uhr vorm.	An der Pflanze Bei 18°	An abgeschnittenen Blättern M. d. Oberseite auf Wasser a_2 bei 19°	M. d. Unterseite auf Wass. a_1 bei 19°
Sofort	Intensiv blaue Färbung (Fig. 1) 1		
Nach 23 Std.	Weniger intensive Reaktion (1_1)	Stärkere Reaktion als 1_1 (1 *a*)	Stärkere Reaktion als 1 *a* (2)
„ 46 „	Keine Reaktion (1_2)	Schwache Reaktion (1 *b*)	Die Reaktion ist noch sehr stark (2_1)
„ 70 „		Keine Reaktion (1 *c*)	Schwache Reaktion (2_2)
„ 93 „			Keine Reaktion (2_3)

Bei diesen 5 Versuchen stellte es sich heraus, daß die Blattspreite an der Pflanze am schnellsten stärkefrei wird, und zwar war die Stärkelösung in der Zeit zwischen 33 und 46 Stunden eingetreten; über den genauen Zeitpunkt, an dem die vollständige Transformation eben eingetreten ist, läßt sich nach den Resultaten der Versuche nichts sagen, doch läßt sich bei Berücksichtigung der Stärkefärbungen annehmen, daß die Transformation ungefähr nach 40 Stunden gerade vollendet gewesen sei. Die mit der Oberseite auf dem Wasser liegenden Blattstücke transformierten ihre Stärke völlig zwischen 48 und 72 Stunden, die Transformation scheint ungefähr bei 68 Stunden vollendet gewesen zu sein. Die mit der Unterseite auf dem Wasser liegenden Blattstücke hatten die Stärke noch langsamer und zwar in der Zeit zwischen 72 und 94 Stunden, ungefähr nach 90 Stunden völlig transformiert.

Aus der großen Differenz der Zeit für die Stärkelösung, welche sich für mit der Oberseite oder der Unterseite auf Wasser liegende Blattstücke ergibt, dürfen wir vielleicht schließen, daß die Stärkelösung durch die bessere Sauerstoffzufuhr beschleunigt wird, so daß wahrscheinlich die Lösung der Stärke an der Pflanze noch schneller als nach 68 Stunden erfolgen wird. Wenn wir danach die Blätter durchschnittlich ungefähr 12 Stunden länger bei völlig verhinderter Ableitung hätten am Baume sitzen lassen, so würde die Stärke auch aus ihnen verschwunden sein. Im Jahre 1910 wurden dann noch die in der Tabelle B β mitgeteilten genaueren Versuche angestellt.

Tabelle B β.

Versuche 1910.

Versuch	Nach	An der Pflanze Bei 19—24°	Mit der Oberseite auf Wasser Bei 20—24°
I	Sofort	Intensiv blaue Färbung (Fig. 1) 1	
	7. Juni 5 h		
	Nach 24 Std.	Schwache Reaktion wie 2_1	
	„ 38 „	Spuren	Schwache Reaktion 2_1
	„ 40 „	Keine Reaktion	
	„ 45 „		Spuren
	„ 48 „		Keine Reaktion
II	7. Juni 5 h		
	Sofort	Intensiv blaue Färbung (Fig. 1) 1	
	Nach 24 Std.	Spuren	
	„ 26 „	Keine Reaktion	
	„ 38 „		Spuren
	„ 40 „		Keine Reaktion
III	7. Juni 5 h		
	Sofort	Intensiv blaue Färbung (Fig. 1) 1	
	Nach 24 Std.	Spuren	
	„ 26 „	Keine Reaktion	
	„ 36 „		Schwache Reaktion
	„ 38 „		Spuren
	„ 40 „		Keine Reaktion
IV	7. Juni 5 h		
	Sofort	Intensiv blaue Färbung (Fig. 1) 1	
	Nach 24 Std.	Spuren	
	„ 26 „	Keine Reaktion	
	„ 36 „		Spuren
	„ 40 „		Keine Reaktion
V	15. Juni 6 h	Temp. 13—16°	Temp. 16—21°
	Sofort	Intensiv blaue Färbung (zwischen 1 u. 2 (Fig. 1)	
	Nach 16 Std.	Weniger intens. Reakt. wie 2_1	Weniger intens. Reakt. wie 2
	„ 22 „	Spuren	Weniger intens. Reakt. wie 2_1
	„ 25 „	Keine Reaktion	Weniger intens. Reakt. wie 2_1
	„ 34 „		Spuren
	„ 37 „		Keine Reaktion
VI	15. Juni 6 h		
	Sofort	Intensiv blaue Färbung (Fig. 1) 1	
	Nach 16 Std.	Weniger intensive Reaktion	
	„ 17 „		Weniger intensive Reaktion zwischen 1 u. 2

Versuch	Nach	An der Pflanze Bei 13—16°	Mit der Oberseite auf Wasser Bei 16—21°
VI	Nach 22 Std.	Weniger intens. Reakt. wie 2	Weniger intensive Reaktion
	„ 36 „	Weniger intens. Reakt. wie 2_2	
	„ 37 „		Weniger intens. Reakt. wie 2
	„ 38 „	Spuren	
	„ 40 „	Keine Reaktion	Weniger intens. Reakt. wie 2_1
	„ 55 „		Weniger intens. Reakt. wie 2_2
	„ 58 „		Keine Reaktion
VII	15. Juni ½7 h		
	Sofort	Intensiv blaue Färbung (Fig. 1) 1	
	Nach 15 Std.	Weniger intensive Reaktion	
	„ 22 „	Weniger intens. Reakt. wie 2_1	
	„ 38 „	Spuren	
	„ 40 „	Keine Reaktion	Weniger intens. Reakt. wie 2_1
	„ 50 „		Spuren
	„ 53 „		Keine Reaktion

Aus Tabelle Bβ geht hervor, daß die Stärke in den Blättern, welche sich an der Pflanze befanden, verschwand zwischen:

I	38	und	40	Stunden	V	38	und	40 Stunden
II	24	„	26	„	VI	38	„	40 „
III	24	„	26	„	VII	38	„	40 „
IV	22	„	25	„				

Mit der Oberseite auf Wasser gelegte Blattstücke der mit gleichen Nummern bezeichneten Blätter lösten die Stärke in folgenden Zeiten, zwischen:

I	45	und	48	Stunden	V	34	und	37 Stunden
II	38	„	40	„	VI	55	„	58 „
III	38	„	40	„	VII	50	„	53 „
IV	36	„	40	„				

Im allgemeinen sind also die Zahlen ähnlich denen, die wir 1909 gefunden haben, doch ist die Stärkelösung entsprechend der hohen Temperatur, bei der die Versuche 1910 ausgeführt wurden, beschleunigt. Durchschnittlich wurde die Stärke am Baum in 32,7, in den auf Wasser liegenden Blattstücken, bei denen vielleicht die Stärke nur infolge der Veratmung eines Teils der Gesamtkohlehydrate zur Lösung kam, in 40,4 Stunden gelöst.

Auf die Differenzen der Schnelligkeit der Lösung der Stärke in den verschiedenen, anfangs gleich blau durch Jod werdenden

Blättern, unter gleichen Verhältnissen, muß besonders aufmerksam gemacht werden. Wir finden Blätter, welche nach 23 Stunden, und solche, welche erst nach 39 Stunden die Stärke am Baume lösen; gleichzeitig aber sehen wir, daß manche Blätter schon nach 35 Stunden im abgeschnittenen Zustande, also wahrscheinlich hauptsächlich infolge der Veratmung der Assimilate ihre Stärke völlig auflösen.

Daraus geht hervor, daß von den Versuchen Czapeks die Nr. 4 nicht zuverlässig sein können.

Versuch C. Abgeschnittene Blätter, längs halbiert; Hälfte mit Stiel im Wasser; ein Viertel mit Oberseite, ein Viertel mit Unterseite auf Wasser.

Am 21. Juni 1909 wurden stärkereiche Blätter abgeschnitten und von ihnen die eine Spreitenhälfte dicht am Mittelnerven weggetrennt. Die mit Stiel versehene Blatthälfte wurde mit dem Stiele in Wasser gestellt, die andere Hälfte wurde in zwei Teile zerschnitten, von denen einer mit der Oberseite, einer mit der Unterseite auf Wasser gelegt wurde. Alles wurde verdunkelt und bei ungefähr 19 ° stehen gelassen. Es wurden zwei Versuche durchgeführt.

Es zeigte sich, daß hier vollständige Transformation bei der Hälfte, die mit dem Blattstiel im Wasser stand, ungefähr zwischen 54 und 72 Stunden, bei dem mit der Oberseite auf Wasser liegenden Viertel ein wenig später, bei dem mit der Unterseite auf Wasser liegenden Viertel zwischen 74 und 94 Stunden eingetreten war.

Obgleich die Versuche wegen der zu großen Intervalle nicht genügend genau waren, zeigten sie doch, daß die mit der Oberseite auf Wasser liegenden Blattstücke nahezu so schnell die Stärke lösen wie die, deren beide Seiten mit der Luft in Berührung standen.

Folgender 1910 gemachter Versuch ist in kürzeren Intervallen durchgeführt.

Tabelle C.

Der Versuch wurde am 21. Juli 1910 10 Uhr vorm. begonnen. Temp. 19—20 °.

Versuch	Nach	Blattstiele in Wasser	Oberseite auf dem Wasser	Unterseite auf dem Wasser
I	Sofort	Intensiv blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)		
	24 Std.	Weniger intens. Reaktion	Intensive Reaktion	Intensive Reaktion
	48 „	Spuren	Weniger intens. Reaktion	Intensive Reaktion
	51 „	Keine Reaktion	—	—

Versuch	Nach	Blattstiele in Wasser	Oberseite auf dem Wasser	Unterseite auf dem Wasser
I	54 Std.	—	Weniger intens. Reaktion	Weniger intens. Reaktion
	57 „	—	Spuren	Weniger intens. Reaktion
	58 „	—	Keine Reaktion	Weniger intens. Reaktion
	69 „	—	—	Spuren
	71 „	—	—	Keine Reaktion
II	Sofort	Intensiv blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)		
	24 Std.	Weniger intens. Reaktion	Intensive Reaktion	Intensive Reaktion
	46 „	Schwache Reaktion	Weniger intens. Reaktion	Weniger intens. Reaktion
	50 „	Spuren	Schwache Reaktion	Weniger intens. Reaktion
	51 „	Keine Reaktion	—	—
	57 „	—	Spuren	Weniger intens. Reaktion
	58 „	—	Keine Reaktion	—
	69 „	—	—	Spuren
	71 „	—	—	Keine Reaktion

Aus Tabelle C geht hervor, daß die Blätter, die mit den Blattstielen in Wasser standen, die Stärke zwischen 48 und 51 Stunden, resp. 50 und 51 Stunden, die Stücke, die mit der Oberseite auf Wasser lagen, zwischen 57 und 58 Stunden, resp. 57 und 58 Stunden, die Stücke, die mit der Unterseite auf Wasser lagen, zwischen 69 und 71 Stunden, resp. 69 und 71 Stunden, gelöst hatten. Die Zeiten verhalten sich ungefähr wie 100 : 114 : 138.

Versuch D. Versuche ähnlich den vorigen, aber gleichzeitig bei verschiedenen Temperaturen.

Stärkereiche Blätter wurden in 6 Teile geteilt, von denen eins den Blattstiel und die Basis des Mittelnerven behielt. Letzteres Stück eines Blattes wurde mit dem Stiele ins Wasser gestellt, ein Stück mit der Oberseite, ein Stück mit der Unterseite auf Wasser gelegt und alle drei Partien bei 28° im Dunkeln stehen gelassen. Von dem gleichen Blatte wurde jedesmal ein Stück mit der Oberseite und ein Stück mit der Unterseite bei 19° auf Wasser gelegt und schließlich auch ein Stück mit der Unterseite auf Wasser gelegt und bei 8° stehen gelassen. Auch diese Stücke wurden verdunkelt.

Es zeigte sich, daß bei 28° sowohl in den Stücken, welche mit dem Blattstiel in Wasser steckten, als bei denen, die mit der Oberseite auf Wasser lagen, die Transformation nach annähernd 50 Stunden beendigt war. Bei 19° trat an letzteren Stücken zwischen 58 und 72 Stunden der Zeitpunkt der vollständigen Transformation ein, also wesentlich später als bei 28°. Die Stücke,

welche mit der Unterseite auf Wasser lagen, zeigten völlige Transformation

bei 28 ° zwischen 72 und 80 Stunden
„ 19 ° „ 81 „ 90 „
„ 8 ° nach über 216 „

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß in abgeschnittenen Blättern die Geschwindigkeit der Lösung der Stärke in den Weinblättern mit abnehmender Temperatur verlangsamt wird, was vermutlich mit der Herabsetzung der Atmung durch die Erniedrigung der Temperatur nur zum Teil zusammenhängt.

Vorversuche für die Trockengewichtmethode.

Versuch U.

Versuch, welcher zeigt, daß bei Benutzung von 12 Blättern das durchschnittliche Trockengewicht beider Blatthälften nahezu gleich ist.

Von 12 gleichartigen, gesunden Blättern wurden 2 Portionen in der Weise hergestellt, daß wir die beiden Laminahälften von jedem Blatte dicht am Mittelnerven abtrennten, dann je 6 rechte und je 6 linke Hälften miteinander mischten. Die beiden Teile wurden sofort frisch gewogen; dann wurde das Trockengewicht davon festgestellt.

Teil a.	Frischgewicht . .	13,62 g	100 g
	Trockengewicht . .	3,549 g	26,1 g
Teil b.	Frischgewicht . .	13,72 g	100 g
	Trockengewicht . .	3,559 g	25,94 g

Die Differenz der Trockengewichtszahlen für 13,62 g Frischgewicht betrug also 0,01 g, für 100 g Frischgewicht 0,16 g.

Innerhalb dieser Grenzen könnte das gleiche Frischgewicht der 12 Blatthälften als gleiches Trockengewicht liefernd angesehen werden.

Versuch V.

Versuch, welcher zeigt, daß Laminastücke von gleicher Fläche gleiches Gewicht vor und nach dem 45stündigen Atmen besitzen, wenn sie mit Wasser gesättigt werden.

Am 9. Juli wurden 12 gleichartige Blätter ausgesucht und mit einem Korkbohrer von 23 mm Durchmesser aus den rechten und den linken Laminahälften je 66 Stücke ausgeschnitten. Je 33 Stück von der rechten und 33 Stück von der linken Blatthälfte

wurden gemischt und die so erhaltenen 2 Portionen von je 66 Stück (a und b) gesondert behandelt. Die Portion a wurde zuerst auf feuchtes Fließpapier gelegt, damit sie sich mit Feuchtigkeit sättigen konnte, dann gewogen. Von Portion a wurde das Trockengewicht sofort festgestellt. Die Portion b wurde auf Fließpapier gelegt unter eine lose aufgelegte große Glocke, und das Frischgewicht und Trockengewicht bestimmt, nachdem die Stücke 45 Stunden lang bei 18—19 ^{0} geatmet hatten.

Portion a.	Frischgewicht . .	3,82 g
	Trockengewicht . .	1,0025 g
Portion b.	Frischgewicht . .	3,82 g
	Trockengewicht . .	0,9014 g

Daraus geht hervor, daß das Frischgewicht trotz des Verlustes der Blattstücke an 0,1 g Trockengewicht oder 10 $^0/_0$ vom ursprünglichen Trockengewicht doch gleich geblieben war.

Man darf also bei Versuchen, in denen die Blattstücke Einbuße an Trockengewicht durch Veratmung oder Auswanderung von Assimilaten erleiden, aus dem zuletzt resultierenden Frischgewicht auf ein gleiches Anfangsfrischgewicht schließen.

Versuch B_A.

Quantitative Bestimmung der Kohlehydrate in einem Versuche, der sonst dem Versuche B gleich war.

Am 7. Juni 5 Uhr nachm. haben wir auf dem Baum 10 gesunde, gleichmäßig entwickelte, möglichst gleichgroße Blätter ausgesucht. Wir lösten von jedem Blatte die eine Hälfte neben dem Blattnerven ab, während die andere Hälfte mit dem Mediannerven 26 Stunden auf dem Baume verblieb und mit Stanniol verdunkelt wurde (Nr. III). Die abgeschnittenen Hälften wurden sofort gewogen = 17 g, dann in zwei gleiche Teile von je 8,5 g Gewicht geteilt, so daß auf jeden Teil 5 Spitzen und 5 Basen von den 10 Blatthälften kamen. Von jedem Viertel wurde dabei je eine Kleinigkeit entfernt, bis das Gewicht bei beiden Partien gleich war. Die eine Partie der 10 Blattviertel wurde direkt untersucht (Nr. I), die anderen 10 Blattviertel wurden mit der Oberseite auf Wasser gelegt und 26 Stunden liegen gelassen, dann untersucht (Nr. II). Zu gleicher Zeit wurden 4 andere Blätter auf das Verschwinden der Stärke wie in Versuch B_{A4} geprüft.

Versuch BA1.

Nr. I, die direkt untersuchten Blattviertel (8,5 g Frischgewicht) wurden in einem Wasserschrank bei 100° erhitzt und bis zu konstantem Gewicht getrocknet = 1,9654 Trockensubstanz, oder 23,12 % des Frischgewichts. Dann wurden sie fein pulverisiert und in einen Meßkolben von 200 ccm getan, 0,1 g Calciumkarbonat und 100 bis 120 ccm Wasser hinzugefügt; das Ganze wurde 1 Stunde lang auf dem Wasserbad erhitzt, dann auf 200 ccm mit Wasser ergänzt und durch Asbest filtriert.

a) In 50 ccm der Flüssigkeit wurde nach Rupp und Lehmanns Methode (1908 und 1909) der Zucker bestimmt.
Monosaccharid: 58,9 mg Cu = 30,2 mg Dextrose oder 0,1196 g auf 1,9654 g Substanz oder 6,01 % der Trockensubstanz.

b) 50 ccm von dem Extrakt wurden 30 Minuten mit 2 ccm Salzsäure vom spez. Gew. 1,125 = 25 % auf 70° erhitzt. Dann wurde mit Sodalösung neutralisiert und wie oben der Zucker bestimmt.
Disaccharid: 64,5 mg Cu = 33 mg Dextrose, 33—30,2 (von a) = 2,8 mg oder 0,0112 g Rohrzucker auf 1,9654 g Substanz oder 0,57 % der Trockensubstanz.

c) Der Rückstand von a wurde mit lauwarmem Wasser gewaschen, bis das Filtrat keine Zuckerreaktion mehr zeigte. Der Asbestfilter (0,7 g) mit dem Rückstand wurde sorgfältig in eine Flasche gebracht, mit 50 ccm Wasser übergossen, ein Körnchen Weinsäure von 0,2 g Gewicht hineingetan und 1 Stunde im Autoklaven bei 143° (= 3 Atmosphären) erhitzt. Darauf wurde abgekühlt und mit Wasser auf 200 ccm ergänzt und filtriert; 100 ccm des Filtrats wurden mit 10 ccm Salzsäure (spez. Gew. 1,125 = 25 %) 3 Std. lang auf dem Wasserbade gekocht. Darauf wurde mit Sodalösung neutralisiert, wiederum mit Wasser auf 200 ccm ergänzt; und in 50 ccm dieser letzten Lösung wurde der Zucker bestimmt = 41,7 mg Cu = 19,5 mg Stärke = 0,1544 g auf 1,9654 g Substanz oder 7,86 % der Trockensubstanz.

Versuch BA2.

Temperatur 20°—24°.

Nr. II, die Blattviertel von 8.5 g Frischgewicht, die im Dunkeln mit der Oberseite 26 Std. auf Wasser gelegen hatten, wurden wie

oben analysiert = 1,9205 Trockensubstanz, oder 22,59 % des Frischgewichts.

Monosaccharid = 192,4 mg Cu = 0,0986 g Dextrose oder 5,13 % der Trockensubstanz.

Disaccharid: 13,8 mg Cu = 7,6 mg Rohrzucker = 0,39 % der Trockensubstanz.

Stärke: 207 mg Cu = 95 mg Stärke oder 4,96 % der Trockensubstanz.

Versuch B A3.

Temperatur 19°—24°.

Von den 10 Blatthälften von 16,5 g Frischgewicht (Nr. III), die 26 Std. verdunkelt auf dem Baum saßen, wurden die Mediannerven mit dem Blattstiele entfernt, und die Spreite wurde wie oben analysiert = 3,2445 Trockensubstanz, oder 19,66 % des Frischgewichts.

Monosaccharid: 189,2 mg Cu = 96,9 mg Dextrose oder 2,98 % der Trockensubstanz.

Disaccharid: 41 mg Cu = 20,4 mg Rohrzucker oder 0,62 % der Trockensubstanz.

Stärke: 282,8 mg Cu = 132,4 mg Stärke oder 4,08 % der Trockensubstanz.

Die Resultate sind in den folgenden 3 Tabellen (B A1 bis 3) zusammengestellt. Dazu kommt noch die Tabelle B A4, welche das Verhalten von 4 Blättern bei der Jodprobe angibt, die gleichzeitig mit den den Resultaten der Tabellen B A1 bis 3 zugrunde liegenden Blättern untersucht wurden.

Tabelle B A1.

Blätterviertel, direkt untersucht.

	Berechnet als	Für die 10 Stck. Blätterviertel	Pro 100 g Frischgewicht	Pro 100 g Trockengewicht
Frischgewicht		8,5 g		
Trockengewicht		1,97 g	23,12	
Wasser		6,53 g	76,88	
Monosaccharid	$C_6H_{12}O_6$	0,12 g	1,41	6,01
Disaccharid	$C_{12}H_{22}O_{11}$	0,01 g	0,13	0,57
Im Autoklaven invertierter Zucker	$C_6H_{10}O_5$	0,15 g	1,82	7,86
Gesamtkohlehydrate		0,28	3,36	14,44

Tabelle BA2.

Blätter, welche mit der Oberseite auf Wasser 26 Std. geatmet haben.

	Berechnet als	Für die 10 Stck. untersucht. Blätterviertel	Pro 100 g Frischgewicht	Pro 100 g Trockengewicht
Frischgewicht		8,5 g		
Trockengewicht		1,92 g	22,59	
Wasser		6,58 g	77,41	
Monosaccharid	$C_6H_{12}O_6$	0,10 g	1,16	5,13
Disaccharid	$C_{12}H_{22}O_{11}$	0,02 g	0,21	0,91
Im Autoklaven invertierter Zucker	$C_6H_{10}O_5$	0,13 g	1,47	6,50
Gesamtkohlehydrate		0,25	2,84	12,54

Tabelle BA3.

Die Blatthälften, welche auf dem Baum 26 Std. verdunkelt gesessen haben.

	Berechnet als	Für die 10 Stck. untersucht. Blätterhälften	Pro 100 g Frischgewicht	Pro 100 g Trockengewicht
Frischgewicht		16,5 g		
Trockengewicht		3,24 g	19,66	
Wasser		13,26 g	80,37	
Monosaccharid	$C_6H_{12}O_6$	0,10 g	0,58	2,98
Disaccharid	$C_{12}H_{22}O_{11}$	0,02 g	0,12	0,62
Im Autoklaven invertierter Zucker	$C_6H_{10}O_5$	0,13 g	0,80	4,08
Gesamtkohlehydrate		0,25	1,50	7,68

Tabelle BA4.

Verschwinden der Stärke.

	Auf dem Baum	Oberseite auf Wasser
Blatt I	zwischen 38 u. 40 Stdn.	zwischen 45 u. 48 Stdn.
Blatt II	„ 24 u. 26 „	„ 38 u. 40 „
Blatt III	„ 24 u. 26 „	„ 38 u. 40 „
Blatt IV	„ 24 u. 26 „	„ 38 u. 40 „

Aus den in den Tabellen verzeichneten Resultaten der Untersuchung können wir die folgenden Schlüsse ziehen.

Vergleichen wir zuerst das Verhalten der Blattstücke, welche mit der Oberseite auf Wasser lagen (I), und der Blatthälften, welche am Weinstock verdunkelt wurden.

I. Atmung, Oberseite auf Wasser, 26 Stunden.

Verlust an Kohlehydraten 3,36 — 2,84 = 0,52 % der Frischsubstanz.
Verlust an Trockensubst. 23,12 — 22,59 = 0,53 % der Frischsubst.

Die Zahlen zeigen, daß bei der Atmung nur Kohlehydrate verschwunden sind.

II. Blätter auf dem Weinstock, 26 Stunden verdunkelt.

Verlust an Kohlehydraten 3,36 — 1,5 = 1,86 % der Frischsubstanz.
Verlust an Trockensubst. 23,12 — 19,63 = 3,49 % der Frischsubst.

Diese Zahlen beweisen, daß nicht nur Kohlehydrate, sondern auch andere Stoffe verschwanden, und zwar 1,63 % der Frischsubstanz Nichtkohlehydrate.

Aus den Versuchen können wir weiter zuerst vielleicht schließen, daß unter Berücksichtigung von I mindestens, wenn wir die veratmeten Stoffe auf 0,8 % schätzen, weil hier von den mit der Blattoberseite auf Wasser liegenden Blättern 0,53 Kohlehydrate veratmet wurde, die Trockengewichtsverluste von mit der Oberseite auf Wasser liegenden und von mit den Stielen im Wasser stehenden Blättern bei gleich langer Atmung sich aber verhalten wie 100 : 139, 2,69 % Substanz ausgewandert sein müssen.

Wenn wir dann annehmen, daß die veratmeten Stoffe hier auch wie in I nur Kohlehydrate seien, so würden von den verschwundenen Stoffen 1,63 % der Frischsubstanz Nichtkohlehydrate und 1,06 % Kohlehydrate zur Auswanderung gekommen sein.

In welcher Form diese Stoffe zur Auswanderung kommen, also in den Leitungsbahnen gewandert sind, wissen wir daraus nicht. Wir wissen also auch nicht, ob Kohlehydrate in den Leitungsbahnen auswandern. Aber, da wir bei den späteren Versuchen mit den getöteten Blattstielen sehen, daß auch in den toten Leitungsbahnen Stoffe wandern, und wissen, daß in den Tracheen in manchen Fällen auch Kohlehydrate und Spuren von Eiweißstoffen vorkommen, so könnte ein Teil der Assimilate als Kohlehydrate oder Eiweißstoffe auswandern, wenn die Tracheen in allen Fällen als Leitungsbahnen funktionieren. Davon, was in den Siebröhren fließt, wissen wir nichts.

Es folgt auch aus unseren Resultaten, daß die quantitative Bestimmung der Kohlehydrate uns niemals Aufschluß über die Größe der Auswanderung an Assimilaten geben kann.

Versuch C_A.

Quantitative Bestimmung der Abnahme des Trockengewichtes durch Atmung von Blättern, die mit den Blattstielen in Wasser standen. Temperatur 20—21 °.

Am 20. Juli, 3 Uhr nachm. wurden 12 gleichmäßig entwickelte Blätter ausgesucht und abgeschnitten. Jedes Blatt wurde so in zwei Teile geschnitten, daß der Mittelnerv und der Blattstiel an der einen Hälfte blieb. Bei 6 Blättern wurde die rechte, bei den 6 andern die linke Hälfte längs des Mittelnerven abgeschnitten.

Die 12 Blatthälften ohne Mittelnerv wurden 1 Stunde lang zwischen feuchtes Fließpapier gelegt, damit sie sich mit Wasser sättigen konnten, dann sofort genau gewogen und bei 100 ° bis zu konstantem Gewicht getrocknet.

Frischgewicht	= 16,42 g	100 g
Trockengewicht	= 4,1155 g	25,06 %.

Die andern, gestielten Blatthälften wurden mit den Stielen in Wasser gestellt, 40 Stunden atmen gelassen, von Zeit zu Zeit mit Wasser bespritzt und immer im Dunkeln gehalten. Dann wurden Frisch- und Trockengewicht bestimmt:

Frischgewicht	= 16,7 g	100 g
Trockengewicht	= 3,9874 g	23,87 %

Also in 40 Stunden veratmete Menge = 1,19 % des Frischgewichts an Trockensubstanz, die in 10 Stunden veratmete Menge ungefähr 0,298 %.

Versuch C_B.

Quantitative Bestimmung der Abnahme des Trockengewichtes durch Atmung für mit der Oberseite auf Wasser liegende Blätter und für mit den Stielen in Wasser stehende Blätter.

Am 22. Juli, 4 Uhr nachm. wurden 24 gleichmäßig entwickelte Blätter abgeschnitten, die eine Hälfte dicht am Mediannerven abgetrennt und zwischen feuchtem Fließpapier unter einer Glocke (wie in Versuch V) 1 Stunde stehen gelassen. Es wurde hierauf das Frischgewicht der genannten Blatthälften bestimmt.

Frischgewicht = 31,6 g

Diese Menge wurde in zwei gleiche Teile geteilt, so daß jeder Teil 24 Basen und 24 Spitzen von Blatthälften enthielt. Jeder Teil betrug 15,8 g.

A) Der erste Teil wurde sofort bei 100° getrocknet und gewogen.

Frischgewicht	= 15,8 g	100 g
Trockengewicht	= 3,7450 g	23,70 %

Der zweite Teil wurde im Dunkeln mit der Oberseite auf Wasser gelegt und 68 Stunden atmen gelassen (die Temperatur betrug 18—21°), dann mit Fließpapier abgetrocknet, gewogen, bei 100° getrocknet und wiederum gewogen.

Frischgewicht	= 15,8 g	100
Trockengewicht	= 3,4944 g	22,11 %

B) Zur selben Zeit wie A wurden die anderen 24 Blatthälften mit dem Blattstiel in Wasser gestellt, im Dunkeln gehalten und von Zeit zu Zeit mit Wasser bespritzt[1]). Nach 68stündigem Atmen im Dunkeln wurde der Versuch beendigt, und Frisch- und Trockengewicht bestimmt.

Frischgewicht	= 31,6 g	100 g
Trockengewicht	= 6,7974 g	21,51 %

Also die veratmete Menge betrug bei den Blättern, welche mit der Oberseite auf Wasser lagen,

1,59 % des Frischgewichts an Trockensubstanz;

bei den Blättern, welche mit dem Stiele in Wasser standen,

2,19 % des Frischgewichts an Trockensubstanz.

Die kleinere Zahl verhält sich zur größeren wie 100 : 138.

Versuche mit operierten Blättern.

Versuch E (1909). Ein Blatt wurde in der in Figur 2 dargestellten Weise operiert, während es an der Pflanze sitzen blieb. Der Endlappen a des Blattes wurde abgeschnitten und in zwei Teile, a_1 und a_2, geteilt. Der Blattstiel und Mittelnerv des an der Pflanze verbliebenen Blatteiles wurde durch einen genau median geführten Längsschnitt auf eine Länge von 2½ cm gespalten. Die beiden am Baume befindlichen Teile, b und b_1, wurden durch Stanniol verdunkelt. Die beiden Hälften a_1 und a_2 wurden mit der Oberseite und Unterseite auf Wasser gelegt und dunkel gestellt. Die Temperatur schwankte während des Versuches im Garten zwischen 9 und 13°, im Zimmer zwischen 19 und 20°. Nach der

1) Wie aus Versuch P hervorgeht, waren diese bespritzten Blätter mit Wasser gesättigt.

Beendigung des Versuches wurden einige Querschnitte durch den Blattstiel und Blattnerven hergestellt, welche zeigten, daß der Schnitt in der Tat den Stiel genau median gespalten hatte.

Tabelle E und Fig. 2 geben die Resultate des Versuches.

Tabelle E.

Temperatur bei b 9—13°, bei a 19—20°.

Nach	b b₁ auf dem Baum	a	
		a_1 Unterseite auf d. Wasser	a_2 Oberseite auf dem Wasser
Sofort	Intensive blaue Färbung (1)		
18 Std.	Wenig. int. Reakt. (2)		
30 „	Wenig. int. Reakt. (3)		
40 „	Keine Reaktion (4)	Intensive Reaktion (1 *a*)	
67 „	—	Weniger intensive Reaktion (1 *b*)	
76 „	—	Schwache Reaktion (1 *c*)	
91 „	—	noch nicht ganz frei (1*d*)	Keine Reaktion (1 *e*)



Fig. 2.

Aus der Tabelle und der Zeichnung ersieht man, daß aus beiden Hälften des an der Pflanze sitzenden Blatteiles die Stärke in gleicher Weise verschwindet und zwar in annähernd derselben Zeit wie aus dem intakten Blatte zwischen 30 und 40 Stunden, ungefähr nach 40 Stunden, obgleich die Temperatur relativ niedrig war.

Versuch F. Bei diesem Versuche wurde die Operation zuerst wie im Versuche E ausgeführt, dann wurde an der einen Blattstielhälfte ein kleiner querer, halbseitiger Schnitt angebracht, welcher gerade das eine große Leitbündel durchschnitt. Fig. 3 zeigt die Operationsstelle am Stiel. Im übrigen wurde verfahren wie bei Versuch E. Die Resultate sind in Fig. 3 und Tabelle F niedergelegt.

Tabelle F.

Temperatur bei b u. c 9—16°, bei a 19—20°.

Nach	b	c	a	
			a_1 Oberseite auf dem Wasser	a_2 Unterseite auf dem Wasser
Sofort	Intensive blaue Färbung (1)			
19 Std.	Wen. int. Reakt. (b_1)	Intens. Reakt. (c_1)		
24 „	Wen. int. Reakt. (b_2)	Intens. Reakt. (c_2)		
40 „	Schw. Reakt. (b_3)	Wen. int. Reakt. (c_3)		
48 „	Keine Reakt. (b_4)	Schw. Reakt. (c_4)	Intensive Reaktion	
58 „	—	Keine Reakt. (c_5)	Wen. int. Reakt. (2)	Wen. int. Reakt. (1*b*)
64 „	—	—	Schw. Reakt. (3)	Wen. int. Reakt. (1*c*)
78 „	—	—	Keine Reakt. (4)	Schw. Reakt. (1*d*)
92 „	—	—	—	Keine Reakt. (1*e*)

Die Tabelle zeigt uns, daß das angewandte Blatt normal reagierte; denn auf Wasser mit der Oberseite trat die völlige Transformation zwischen 64 und 78 Stunden, anscheinend etwa nach 70 Stunden ein, mit der Unterseite auf Wasser aber zwischen 78 und 92, vielleicht ungefähr bei 90 Stunden.

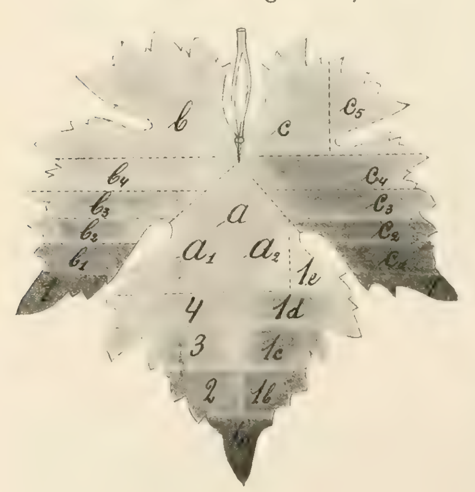


Fig. 3.

An der Pflanze verschwand die Stärke in der Blatthälfte, deren halber Stiel ein verletztes großes Leitbündel besaß, langsamer als in der Hälfte, deren Stielhälfte alle Leitbündel unverletzt enthielt. Die Hälfte mit unverletzter Stielhälfte war stärkefrei zwischen 40 und 48 Stunden, vielleicht ungefähr bei 47 Stunden, die mit der

Stielhälfte ohne das große Leitbündel zwischen 48 und 58 Stunden, vielleicht bei 57 Stunden.

Dieser Versuch wurde am 12. Juli 1909 vorgenommen. Ein Versuch, welchen wir am 19. Juli, und einer, den wir am 22. Juli vornahmen, ergab ganz die gleichen Resultate.

Versuch G. Der Blattstiel von an der Pflanze sitzenden Blättern wurde in derselben Weise operiert wie es in Czapeks Versuch 1 (siehe S. 4) geschah, d. h. es wurde an der oberen Hälfte des Blattstieles ein 2 bis 3 mm langes Stück so herausgeschnitten, daß nur gerade die eine Blattstielhälfte bis zur Mediane des Blattstieles intakt blieb. Die Wunde wurde mit feuchter Watte verbunden und dann mit Stanniol umwickelt. Der Stiel bleibt übrigens auch gesund, wenn man die feuchte Watte wegläßt. Die Spreite des Blattes wurde völlig durch Stanniol verdunkelt. Zu verschiedenen Zeiten wurden, wie stets, Stücke weggenommen und der Jodprobe unterworfen, so daß der Verlauf der Entstärkung genau verfolgt werden konnte. Die Resultate der Versuche sind in Tabelle G und Fig. 4 mitgeteilt.



Fig. 4.

Die Tabelle, noch mehr die Fig. 4 zeigt, daß die Stärke in beiden Blatthälften, trotz der Operation in gleicher Weise schwindet. Der Zeitpunkt der vollständigen Entleerung liegt zwischen 37 und 43 Stunden, wohl ungefähr bei 40—42 Stunden. Daß die Blätter sich im allgemeinen ähnlich verhielten wie die früher benutzten, geht daraus hervor, daß im Versuch 3 das Blattstück, welches mit der Oberseite auf Wasser lag, nach wohl fast genau 67 Stunden stärkefrei war.

Tabelle G.

(Die Figur 4 illustriert direkt den Verlauf des Versuches 1.)
Temperatur bei a 14—16°, bei b u. c 15—17°.

Versuch	Nach	a Operierter Teil	a nicht operierter Teil	b Unterseite auf dem Wasser	c Oberseite auf dem Wasser
1	Sofort	Intensive blaue Färbung (1)			
	7 Std.	Wen. intens. Reakt. (1 *a*)			
	22 „	Wen. intens. Reakt. (2 *a*)			
	32 „	Schwache Reaktion (3 *a*)		Intensive Reaktion (1 *b*)	Wen. intens. Reakt. (1 *c*)
	45 „	Keine Reaktion (4 *a*)		Wen. intens. Reakt. (2 *b*)	Schwache Reaktion (2 *c*)
	67 „	—		Schwache Reaktion (3 *b*)	Keine Reaktion (3 *c*)
	93 „	—		Keine Reaktion (4 *b*)	—
2	Sofort	Intensive blaue Färbung (1)			
	20 Std.	Wen. intens. Reakt. (1 *a*)			
	33 „	Schwache Reaktion (3 *a*)		Intensive Reaktion (1 *b*)	Wen. intens. Reakt (1 *c*)
	43 „	Keine Reaktion (4 *a*)		Wen. intens. Reakt. (2 *b*)	Schwache Reaktion (2 *c*)
	69 „	—		Schwache Reaktion (3 *b*)	Keine Reaktion (3 *c*)
	90 „	—		Keine Reaktion (4 *b*)	—
		Temp. 10—12°		Temp. 17—20°	
3	Sofort	Intensive blaue Färbung (1)			
	17 Std.	Wen. intens. Reakt. (1 *a*)			
	37 „	Schwache Reaktion (3 *a*)		Intensive Reaktion (1 *b*)	Wen. intens. Reakt. (1 *c*)
	43 „	Keine Reaktion (4 *a*)		Wen. intens. Reakt. (2 *b*)	Schwache Reaktion (2 *c*)
	65 „	—		Schwache Reakt. (3 *b*)	noch nicht ganz frei
	70 „	—		Schwache Reaktion	Keine Reaktion (3 *c*)
	90 „	—		Keine Reaktion (4 *b*)	—

Diese Erscheinungen werden jedoch verständlich, wenn man den anatomischen Bau des Blattes genau ins Auge faßt und annimmt, daß die Assimilate in den Leitbündeln geleitet werden. Wir haben den Leitbündelverlauf des Blattes etwas genauer untersucht.

Zuerst ist danach im Auge zu behalten, daß die 5 Hauptnerven in der Spreite alle durch sehr zahlreiche Queranastomosen miteinander in Verbindung stehen; dann ist die Anatomie des Blattstieles und der Ansatzstelle der 5 Hauptnerven zu beachten.

Die Anatomie des Blattstieles von *Vitis vinifera* zeigt, daß die Leitbündel gerade im Blattstiele abwärts laufen, ohne daß zwischen ihnen Anastomosen vorkommen. Man kann die Anordnung der Leitbündel sehr gut sehen, wenn man den Blattstiel longitudinal

durchschneidet und darauf die Teile in einer Chloralhydratlösung (5 g Chloralhydrat + 2 g Wasser) kocht. Die Leitbündel erscheinen unter dem Mikroskop völlig parallel.

Wir haben mit einem Mikrotom durch einen Knotenpunkt Querschnitte gemacht, um den Ausgangspunkt jedes Leitbündels aus der Blattspreite in dem Blattstiele zu sehen.

Das beifolgende Schema (Fig. 5) erläutert den Befund sicher in der Hauptsache richtig. Das Leitbündel a des Stieles kam direkt aus dem Mediannerven der Spreite; es setzte sich aus zwei

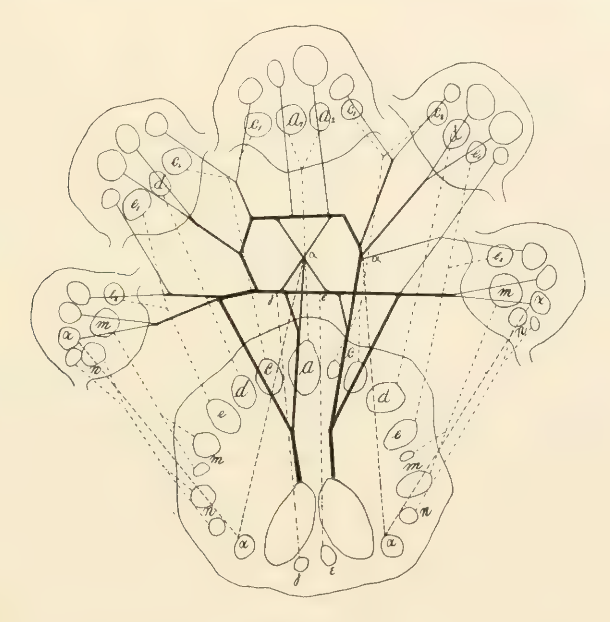


Fig. 5.

Leitbündeln des Mediannerven a_1 und a_2 zusammen. Leitbündel c des Blattstieles entstand durch Verschmelzung eines Leitbündels des Mediannerven und eines Leitbündels des daneben stehenden Lateralnerven, ebenso verhalten sich d, e, m und n. Die Figur zeigt uns weiter, daß beim Eintritt der fünf Hauptnerven in den Blattstiel die 1 bis 2 Leitbündel jedes Nerven, welche sich in der Unterseite des Nerven befinden, a_1, a_2, d, m und n direkt in den Blattstiel gehen, die seitlich liegenden Leitbündel jedes Nerven (c_1, c_2, e_1, e_2) ebenfalls, indem sich jedoch je zwei benachbarte von ihnen vereinigen. Sie bilden dann im Blattstiel die Leitbündel c und e.

Die Leitbündel, welche sich in der oberen Seite jedes Nerven befinden, bilden dieselben Kombinationen wie die Leitbündel der unteren Seite, aber sie führen nicht direkt in den Blattstiel, sondern sie treten erst an ein Netz von Anastomosen heran, an welches sich dickere Leitbündel unten ansetzen, die dann die beiden großen Leitbündel des Blattstieles liefern. Auch die beiden kleinen Leitbündel γ und ε haben ihren Ausgangspunkt in den zentralen Anastomosen.

Das Leitbündel α ist zusammengesetzt aus einem Leitbündelchen, welches vom Anastomosennetz kommt, und einem, welches von einem der äußersten Hauptnerven kommt. Dies Anastomosennetz fand sich nur in 90 Querschnitten (von je 8 μ Dicke), also auf einer Strecke von 0,72 mm Länge.

Wenn man nun die Operation so durchführt, wie es in dem Versuche G geschehen ist, so könnten aus der über der Operationsstelle liegenden Blatthälfte die Assimilate durch die zahlreichen Anastomosen eben so schnell nach den erhaltenen Leitbündeln des Blattstieles fließen wie die Assimilate der an der intakten Stielhälfte sitzenden Spreitenhälfte.

Wenn man aber die Operation so ausführt, wie es in Versuch F geschehen ist, so ist jede Blatthälfte von der anderen getrennt, und eine Wegnahme des größten Leitungsweges, des großen Leitbündels, verlangsamt die Auswanderung gegenüber der der normalen Blatthälfte. Was also Czapek mit Versuch G zu beweisen versuchte, konnte damit gar nicht bewiesen werden. Nur das Resultat unseres Versuches F deutet vielleicht darauf hin, daß die Leitbündel Wanderwege für die schnelle Ableitung der Assimilate sind. Ob diese Assimilate in den Leitungsbahnen als Kohlehydrate oder als andere Stoffe wandern, ist — wie wir wissen — nicht zu sagen.

Versuche mit Blättern, deren Blattstiel gebrüht worden war.

Es wurden einige Versuche ausgeführt, welche sich an Czapeks Versuch 2 anschlossen. Es ist ja von vornherein selbstverständlich, daß die Resultate Czapeks nicht beweisen können, daß der gekochte Blattstiel „nicht mehr die Ableitung der Assimilate gestattet", denn es läßt sich mit der Stärkemethode, selbst dann, wenn man annimmt, daß die schnellere Stärkelösung stets durch

die Ableitung der Assimilate hervorgerufen wird, nicht feststellen, ob nicht doch ein Teil der Kohlehydrate oder Eiweißstoffe auswandert.

Versuch H. Es wurden 4 Blätter gleichzeitig miteinander verglichen. Von zweien dieser Blätter wurde je eine Hälfte abgeschnitten und sofort mit der Oberseite auf Wasser gelegt, während die anderen beiden Hälften am Weinstocke sitzen blieben. Zwei Blätter wurden gleich behandelt, nur wurden die Blattstiele gebrüht. Das Brühen wurde wie in Versuch J ausgeführt:

Tabelle H α.

Von 2 Stück der am Baume sitzenden Blatthälften wurden die Stiele gebrüht (der Stiel der einen dann mit feuchter Watte umgeben, der der anderen nackt gelassen). Es wurde dann das Verschwinden der Stärke beobachtet.

Versuch	Nach	Die Blatthälfte mit gebrühtem Blattstiel Temp. 19—20°	Die Blatthälfte mit der Oberseite auf Wasser Temp. 20—20°
I	13. Juni 6 h	Intensiv blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)	
	Nach 15 Std.	Weniger intensive Reaktion (2)	Intensive Reaktion
	„ 22 „	Weniger intensive Reaktion (2_1)	Intensive Reaktion
	„ 39 „	Weniger intensive Reaktion	Weniger intensive Reaktion
	„ 46 „	Spuren	Weniger intensive Reaktion
	„ 48 „	Keine Reaktion	Weniger intensive Reaktion
	„ 60 „		Spuren
	„ 62 „		Keine Reaktion
II	Sofort	Intensiv blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)	
	Nach 15 Std.	Weniger intensive Reaktion (2)	Intensive Reaktion
	„ 22 „	Weniger intensive Reaktion (2_1)	Intensive Reaktion
	„ 39 „	Weniger intensive Reaktion (2_2)	Intensive Reaktion
	„ 46 „	Spuren	Weniger intensive Reaktion
	„ 48 „	Keine Reaktion	Weniger intensive Reaktion
	„ 58 „		Schwache Reaktion
	„ 64 „		Keine Reaktion

Tabelle H β.

Von 2 Stück der am Baume sitzenden Blatthälften wurden die Stiele nicht gebrüht und die Blatthälften untersucht, in gleicher Weise wie in Versuch H α.

Versuch	Nach	Normale Blatthälfte Temp. 19—20°	Die Blatthälfte mit der Oberseite auf Wasser Temp. 20—20°
I	Sofort	Intensiv blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)	
	Nach 15 Std.	Weniger intensive Reaktion (2_1)	
	„ 22 „	Weniger intensive Reaktion	
	„ 38 „	Sehr schwache Reaktion	
	„ 40 „	Keine Reaktion	Weniger intensive Reaktion
	„ 50 „		Weniger intensive Reaktion
	„ 64 „		Keine Reaktion
II	Sofort	Intensiv blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)	
	Nach 14 Std.	Weniger intensive Reaktion (2_1)	
	„ 22 „	Weniger intensive Reaktion (2_2)	
	„ 36 „	Sehr schwache Reaktion	
	„ 38 „	Keine Reaktion	Weniger intensive Reaktion
	„ 58 „		Schwache Reaktion
	„ 64 „		Keine Reaktion

H α. Die Stärke verschwindet zwischen 46 und 48 Stunden.
H β. „ „ „ „ 37 „ 39 „

Versuch H γ.

Es wurde ein weiterer Versuch mit zwei Blättern gemacht, deren Blattstiel und Mittelnerv halbiert wurden, so daß Blattspreitenstücke des gleichen Blattes verglichen werden konnten. Die Tabelle H γ enthält die Resultate.

Tabelle H γ.

Blätter, deren Blattstiel und Mittelnerv halbiert wurden. (Siehe Fig. 2.)

Versuch	Nach	Die Blatthälfte mit gebrühter Blattstielhälfte. Temperatur 12—19°.	Die Blatthälfte mit nicht gebrühter Blattstielhälfte. Temperatur 12—19°.
I	10. Juni 10 h a. m.	Schwache Reaktion wie 2_2 (Fig. 1)	
	13. Juni 6 h	Beide werden verdunkelt.	
	Sofort	Intensive blaue Färbung 1 (Fig. 1)	
	Nach 15 Std.	Intensive Reaktion	Intensive Reaktion
	„ 22 „	Weniger intensive Reaktion	Weniger intensive Reaktion (2_1)
	„ 38 „		Spuren
	„ 39 „	Weniger intensive Reaktion (2_1)	Weniger Spuren
	„ 40 „		Keine Reaktion
	„ 43 „	Weniger intensive Reaktion	
	„ 57 „	Schwache Reaktion	
	„ 60 „	Keine Reaktion	

Fortsetzung der Tabelle Hγ.

Versuch	Nach	Die Blatthälfte mit gebrühter Blattstielhälfte Temp. 12—19°	Die Blatthälfte mit nicht gebrühter Blattstielhälfte Temp. 12—19°
II	10. Juni 10 h vm.	Schwache Reaktion wie 2_2 (Fig. 1)	
	13. Juni 6 h vm.	Beide werden verdunkelt	
	Sofort	Intensive blaue Färbung wie 1 (Fig. 1)	
	Nach 15 Std.	Weniger intensive Reaktion	Weniger intensive Reaktion
	„ 22 „	Weniger intensive Reaktion	Weniger intensive Reaktion (2_1)
	„ 38 „		Spuren
	„ 40 „		Keine Reaktion
	„ 43 „	Weniger intensive Reaktion	
	„ 57 „	Schwache Reaktion	
	„ 60 „	Spuren	
	„ 63 „	Keine Reaktion	

Die in den Tabellen Hα und Hβ verzeichneten Resultate ergaben zuerst, daß die mit der Oberseite auf Wasser liegenden Blatthälften ihre Stärke gelöst hatten:

Iα zwischen 60 und 62, IIα zwischen 58 und 64 Stunden
Iβ „ 50 „ 64, IIβ „ 58 „ 64 „

Die normalen Hälften am Baum:

Iβ zwischen 38 und 40, IIβ zwischen 36 und 38 Stunden.

Die Hälften mit gebrühten Stielen:

Iα zwischen 46 und 48, IIα zwischen 46 und 48 Stunden.

Vergleicht man die Zahlen unter Iα (60 und 62; 46 und 48), so sieht man, daß die Hälfte des Blattes, die am gebrühten Blattstiele saß, doch erheblich schneller die Stärke gelöst hatte, als die Hälfte, welche auf dem Wasser lag. Danach könnte man vermuten, daß doch neben der Atmung noch etwas anderes, vielleicht die Auswanderung der Assimilate, die Stärke zur Lösung veranlaßte. Das Gleiche lehrt IIα. Man darf vielleicht auch sagen, daß im allgemeinen die Hälften mit ungebrühtem Blattstiele ihre Stärke schneller lösten als die mit gebrühtem. Denn wenn die Blätter auch so verschieden waren, daß das eine in ungefähr 39, das andere in ungefähr 37 Stunden stärkefrei wurde, so stehen diesen Zahlen doch die Zahlen 47 Stunden für die Hälften mit gebrühtem Stiele gegenüber. Beim Weinblatt deutet das wohl darauf hin, daß die Auswanderung der Assimilate durch den normalen Blattstiel schneller erfolgt als durch den gebrühten.

Die Tabelle Hγ zeigt uns nur, daß die Hälfte des Blattes I, welche an der intakten Blattstielhälfte saß, zwischen 39 und 40 Std., die, welche am gebrühten Blattstiele saß, zwischen 57 und 60 Stunden die Stärke gelöst hatte. Das zweite Blatt ergab die Zahlen 38 bis 40 und 60 bis 63 Stunden.

Versuch J.

Quantitative Bestimmung des Trockengewichtsverlustes.

Der Versuch wurde gleichzeitig mit den Versuchen H begonnen, so daß beide miteinander verglichen werden können.

Versuch Jα.

Mit gebrühten Stielen. Temperatur 19—20 ^{0}.

Am 13. Juni, 6 Uhr nachm. haben wir auf dem Baum 13 gesunde gleichmäßig entwickelte Blätter ausgesucht. Die eine Blatthälfte wurde abgetrennt, die andere mit dem Mediannerven auf dem Baume gelassen. Die abgeschnittenen 13 Hälften wurden gewogen = 18 g Frischgewicht, dann bei 100 ^{0} bis zu konstantem Gewicht getrocknet = 4,4025 g Trockensubstanz, oder 24,45 g Trockensubstanz pro 100 g Frischsubstanz. Der Stiel der auf dem Baume sitzenden Blatthälften wurde folgendermaßen gebrüht:

Ein kleines Wasser enthaltendes Kölbchen wurde mit einem Stöpsel versehen, durch dessen Durchbohrung ein Glasröhrchen gesteckt wurde. Am Ende des Röhrchens saß ein Kautschukschlauch, welcher ein Stückchen Glasrohr trug. Der Schlauch wurde in der Mitte mit einer kräftigen Nadel durchbohrt und dann bis zu dem Loch quer eingeschnitten. Beim Abbrühen eines Stieles wurde der horizontal liegende Stiel in den Schnitt bis zum Loche eingeführt, dann das Rohr so gehalten, daß der Schnitt sich durch das Gewicht des am Schlauch hängenden Glasröhrchens selbst schloß. Dann wurde das Wasser zum Sieden gebracht.

Der Blattstiel wurde so auf eine Strecke von 5—6 mm 1 bis $1^1/_2$ Minute lang durch den Wasserdampf auf 100 ^{0} gebracht. Wir haben uns überzeugt, daß sogar schon nach einer Kochdauer von 15 Sekunden der Blattstiel völlig abgestorben war. Die Wunde wurde mit feuchter Watte und Stanniol umwickelt. Wir banden das Blatt mit einem Bast auf einen Zweig, so daß es in fester Lage verblieb. Die Lamina wurde durch Stanniol verdunkelt. Nach 48 Stunden (also als die Kontrollblätter stärkeleer waren),

haben wir den Versuch beendigt. Die Blatthälften auf dem Baum wurden abgeschnitten, die Mediannerven entfernt, dann die Spreitenhälften gewogen = 19 g Frischgewicht und bei 100° getrocknet = 3,9921 g Trockensubstanz, oder 22,16 g Trockensubstanz pro 100 g Frischsubstanz.

Die Gewichtsdifferenz bezeichnet uns ungefähr die veratmete und eventuell ausgewanderte Menge = 0,4104 = 9,3 % des Trockengewichts oder 2,29 % des Frischgewichts.

Versuch Iβ.

Mit nicht gebrühten Stielen. Temperatur 19—20°.

Gleichzeitig mit dem Beginn des Versuches Iα haben wir 13 andere Blätter genommen, die wir in der gleichen Weise behandelten wie es bei Versuch Iα geschah. Die abgeschnittenen Hälften wurden in frischem Zustande gewogen = 17,6 g Frischgewicht und sofort bei 100° getrocknet = 4,3992 g Trockensubstanz, oder 25,00 g Trockensubstanz pro 100 g Frischsubstanz. Die Blatthälften auf dem Baum, deren Stiele also intakt blieben, wurden mit Stanniol verdunkelt. Nach 48 Stunden wurde auch dieser Versuch beendigt. Die 13 Blatthälften, welche 48 Stunden auf dem Baum geblieben waren, wurden behandelt wie oben = 17,6 Frischgewicht und 3,5555 g Trockengewicht, oder 20,20 g Trockensubstanz pro 100 g Frischgewicht.

Die Gewichtsdifferenz ergab die veratmete + ausgewanderte Substanzmenge = 0,8437 g = 19,17 % Trockensubstanz, oder 4,80 % Trockensubstanz pro 100 g Frischgewicht.

Versuch Iγ.

Temperatur 20—20°.

Gleichzeitig mit Beginn des Versuches Iα und Iβ haben wir ferner 13 andere Blatthälften genommen, welche dasselbe Frischgewicht hatten wie die in Versuch Iα (18 g). Wir haben sie im Dunkeln mit der Oberseite auf Wasser gelegt. Nach 48 Stunden haben wir den Versuch beendigt.

Frischgewicht = 18 g

Trockengewicht = 4,2410 g, also 23,6 % vom Frischgewicht.

Aus diesen Versuchen ergibt sich folgendes:

a) Die Blatthälften enthielten bei Beginn des Versuches Iα 24,45 % des Frischgewichtes Trockensubstanz, als die Blatthälften mit gebrühtem Stiele 48 Stunden verdunkelt an der Pflanze gesessen

hatten, 22,16 %. Sie verloren also innerhalb 48 Stunden 2,29 % Trockensubstanz.

b) Die Blatthälften, die auf Wasser lagen, veratmeten in 48 Stunden 0,85 % des Frischgewichtes an Trockensubstanz. Da die freie Blatthälfte mehr als die auf Wasser liegende veratmet und zwar statt 100 % 139 %, so haben die Blatthälften mit gebrühtem Stiele ungefähr 1,2 % veratmet.

c) Die Blatthälften, welche mit normalem Stiele am Stocke 48 Stunden verdunkelt saßen, hatten 4,8 % des Frischgewichtes an Trockensubstanz verloren.

Wenn wir von den 2,29 % (a) die veratmete Menge 1,2 % (b) abziehen, so finden wir, daß in 48 Stunden 1,09 % des Frischgewichtes an Trockensubstanz durch den gebrühten Blattstiel ausgewandert ist.

Wenn wir von den 4,8 % (c) 1,2 % für die veratmete Substanzmenge abrechnen, so finden wir, daß durch den normalen Stiel mindestens 3,6 % des Frischgewichtes an Trockensubstanz auswanderten.

Die Genauigkeit der Zahlen wird etwas beeinträchtigt sein dadurch, daß wir je 13 verschiedene Blatthälften miteinander verglichen, aber dem Sinne nach ist das Resultat sicher richtig. Es können also danach Assimilate durch den gebrühten Blattstiel auswandern, und es ist wahrscheinlich, daß die Beförderung der Assimilate durch die Tracheen hindurch stattfindet. Ob diese auch im normalen Blattstiel die Beförderung von Assimilaten übernehmen und ob sie im gebrühten Stiele die Assimilate weit weg leiten oder nur die Beförderung der Assimilate von den oberen gesunden Siebteilen zu den unteren gesunden Siebteilen übernehmen, weiß man nicht. Die Menge der durch den normalen Blattstiel abgeleiteten Assimilate ist bedeutend größer als die, welche in der gleichen Zeit durch den gebrühten Blattstiel fließt.

Die Versuche mit Blättern, deren Blattstiele plasmolysiert waren.

Czapek will bei seinem Versuch 5 gefunden haben, daß von 5 %iger Salpeterlösung umgebene Blattstiele die Assimilate ableiten, daß die Plasmolyse also die Ableitung nicht störe.

Hier war zuerst die Frage genauer zu untersuchen, ob Blattstiele, die von 5 %iger Salpeterlösung umgeben sind, wirklich plasmolysiert sind.

1. Zuerst wurden Längsschnitte der Blattstiele der Weinblätter mit 5 %iger Salpeterlösung behandelt. Es zeigte sich, daß nach 3—4 Minuten Plasmolyse eintrat, die nach Einlegen der Schnitte in Wasser ungefähr nach 1 Stunde bei den meisten Zellen zurückgegangen war. Mit 10 %iger Salpeterlösung trat die Plasmolyse nach 2—3 Minuten ein, und es erfolgte sofort Absterben der Protoplasten.

2. Ferner wurden eine Reihe von Blättern mit den Stielen abgeschnitten, die Stiele mit je einem unten mit Kork verschlossenen Glasrohr montiert, wie wir es bei den Chloroformierungsversuchen benutzten, und mit der Schnittfläche in Wasser gesteckt. In das Glasrohr wurde dann Salpeterlösung verschiedener Konzentration gegossen. An einer Reihe von Blättern wurde die Epidermis der Blattstiele sorgfältig intakt gelassen, bei einer andern Reihe wurde die Epidermis mit einem Wattebausch abgerieben.

a) An Blättern mit nicht abgeriebenem Stiele blieb die von Salpeterlösung umgebene Stielstelle in 5 %iger und 10 %iger Salpeterlösung völlig intakt, Plasmolyse trat nicht ein, und es konnte in der Blattspreite keine Salpetersäure nachgewiesen werden. 20 %ige Salpeterlösung plasmolysierte erst nach 44 Stunden, 30 %ige erst nach 40 Stunden, dann konnte aber auch der Tod der Zellen konstatiert und Salpetersäure in der Blattspreite nachgewiesen werden.

b) Die Blattstiele der Blätter mit abgeriebenem Stiele verhielten sich anders als die mit intakter Epidermis. Die in Salpeterlösung befindlichen Stücke des Stieles wurden bei 5 %iger Salpeterlösung nicht vor 12, bei 10 %iger nicht vor 8, bei 15 %iger nicht vor 8, bei 20 %iger nicht vor 8, bei 25 %iger nicht vor 3, bei 30 %iger nicht vor $2^1/_2$ Stunden plasmolysiert, erwiesen sich aber dann stets als abgestorben, und die Spreiten der Blätter enthielten stets Salpetersäure, ein Zeichen, daß das Nitrat eingedrungen war.

Der Tod wurde dadurch konstatiert, daß die Blattstiele schon in der Salpeterlösung braun erschienen, weich waren und beim Einlegen in Wasser nicht mehr turgeszent wurden.

Die Salpetersäure wurde in den wässerigen Auszügen der zerriebenen Spreite durch Diphenylamin und konzentrierte Schwefelsäure nachgewiesen. Die normalen Blattspreiten gaben mit diesem Reagens keine Reaktion.

3. Eine Reihe von Versuchen mit an dem Weinstock sitzenden Blättern ergaben, daß 10 %ige Salpeterlösung nach 44 Stunden

11*

noch keine Plasmolyse hervorrief, und daß sich selbst nach dieser Zeit kein Salpeter in der Spreite nachweisen ließ. Erst nach 52 Stunden trat Plasmolyse, zugleich der Tod der Stielzellen ein, und die Salpeterreaktion konnte in der Spreite erhalten werden.

5 %ige Salpeterlösung hatte selbstverständlich nach 48 Stunden auch keine Plasmolyse hervorgerufen.

Heben wir nochmals das für uns Wichtigste hervor, so ist es das, daß am Weinstock mit der Plasmolyse auch Tötung der Gewebe des Stieles eintritt, und daß die Plasmolyse der Stiele der am Weinstock sitzenden Blätter in 5 %iger Salpeterlösung selbst nach 48 Stunden noch nicht eintritt.

Danach ist Czapeks Resultat (Versuch 5) erklärlich. Er hat die Blattstiele seiner Blätter nur 12 Stunden mit 5 %iger Salpeterlösung umgeben und während dieser Zeit die Auswanderung untersucht. Die Blattstiele mußten dabei völlig normal bleiben und sich wie normale Stiele bezüglich der Ableitung der Assimilate verhalten. Es hatte nach diesen Erfahrungen auch keinen Zweck, die Frage weiter zu verfolgen. Entweder würden ja die Blattstiele, wenn wir sie mit 10 %iger Salpeterlösung umgeben hätten, nicht plasmolysiert werden oder sie würden plasmolysiert werden, dann aber sofort absterben und sich dann so verhalten müssen wie gebrühte Blattstiele.

Versuche mit chloroformierten Blättern.

Versuch K.

Blattstücke auf Chloroformwasser verschiedener Konzentration.

Vitis vinifera.

Dieser Versuch sowie die zwei nächsten Versuche sollte uns über das Verhalten der Stärke transformierenden Blätter und Blattstücke gegen Chloroform im allgemeinen orientieren.

Frisch von der Pflanze genommene stärkereiche Blätter wurden in 3 Teile zerschnitten, und von diesen wurde einer mit der Oberseite und einer mit der Unterseite auf Chloroformwasser bestimmter Konzentration, der dritte mit der Oberseite auf Wasser gelegt. Alle Blattteile wurden ins Dunkle gestellt. Die Temperatur betrug 19—20°. Als Chloroformwasser diente zuerst mit Chloroform gesättigtes Brunnenwasser, welches 0,6 % Chloroform enthielt (bezeichnet mit Chloroformwasser 1 : 1). Als Chloroformwasser 1 : 10

ist ein Gemisch von 1 Teil Chloroformwasser 1 : 1 mit 9 Teilen Wasser benutzt worden. In gleichem Sinne sind die Bezeichnungen 1 : 2 und 1 : 5 zu verstehen.

Tabelle K.

Stärketransformation auf Wasser und Chloroformwasser.

		Blatt I	Blatt II	Blatt III	Blatt IV
Oberseite auf Wasser	zwisch.	70 u. 72 Std.	70 u. 72 Std.	68 u. 70 Std.	70 u. 72 Std.
Oberseite auf Chloroformwasser 1 : 8	zwisch.	70 u. 72 Std.	68 u. 70 Std.	67 u. 69 Std.	70 u. 72 Std.
Unterseite auf Chloroformwasser 1 : 8	zwisch.	88 u. 90 Std.	95 u. 97 Std.	95 u. 97 Std.	96 u. 98 Std.

Als Resultat von den 4 Versuchen K ergab sich das Folgende: Es zeigte sich, daß der Zeitpunkt der vollständigen Entstärkung bei Blattstücken mit der Oberseite auf Chloroformwasser 1 : 8 zwischen 70 und 72 Stunden lag, und daß die Lösung der Stärke im Blatt mit der Oberseite auf dem Chloroformwasser 1 : 8 so verlief wie auf Wasser. Lag das Blattstück mit der Unterseite auf Chloroformwasser 1 : 8, so fand die Stärkelösung etwas langsamer statt als dann, wenn die Blattstücke mit der Oberseite auf Chloroformwasser lagen.

Auf Chloroformwasser 1 : 5, 1 : 2 und 1 : 1 verhalten sich die mit der Oberseite aufliegenden Stücke ebenso, während die mit der Unterseite auf diesen Flüssigkeiten liegenden Stücke bald absterben.

Versuch L. Versuch zu Czapeks Versuch 4 mit *Vitis vinifera.*

Der Stiel der zum Versuch benutzten, an der Pflanze befindlichen Blätter wurde auf 3 cm Länge genau oben in seiner Mediane längs durchschnitten, und der Schnitt wurde im Mittelnerven so weit nach oben durchgeführt wie eine gleichmäßige Längsteilung möglich war. Der Rest der Blattspitze wurde entfernt. Bei Beginn des Versuches morgens 10 Uhr hatte man also zwei ganz gleiche Blatthälften, welche unten durch den intakten Teil des Blattstieles zusammengehalten wurden. Die Blatthälften waren um 10 Uhr stärkearm, wie die Prüfung der Blattspitze zeigte. Jede der beiden Blattstielhälften wurde nun mit dem kleinen Apparate umgeben, welchen Czapek auf S. 28 (144) seiner Arbeit beschreibt. In den einen Apparat wurde Chloroformwasser (1 : 10) gegossen, in den anderen Wasser. Das den Stiel auf eine Strecke von ungefähr 10 mm umgebende Chloroformwasser wurde alle drei Stunden erneuert. Die Blätter wurden nun von morgens 10 Uhr bis abends

6 Uhr der Sonne ausgesetzt und dann ein Stück der Spreitenhälften auf Stärke untersucht. Beide Teile erwiesen sich, soweit es mit der Jodprobe erkannt werden kann, gleichmäßig stärkereich. Sie wurden nun in Stanniol eingehüllt und nach den in der Tabelle L angegebenen Zeiten untersucht mit den dort verzeichneten Resultaten. Der erste der beiden in der Tabelle verzeichneten Versuche wurde am 22. Juli, der zweite am 20. August begonnen.

Tabelle L.

Blatt mit gespaltenem Blattstiel und Mittelnerven.

Versuch	Nach	a Mit Chloroformwasser 1 : 10	b Mit Wasser
	Sofort	Wenig intensive blaue Färbung	
1	8 Std.	Intensive blaue Färbung	
	24 „	Weniger intensive Reaktion	
	34 „	Schwache Reaktion	Schwache Reaktion
	38 „	Keine Reaktion	Schwache Reaktion
	44 „	—	Keine Reaktion
	Sofort	Wenig intensive blaue Färbung	
2	9 Std.	Intensive blaue Färbung	
	25 „	Weniger intensive Reaktion	
	36 „	Schwache Reaktion	Schwache Reaktion
	40 „	Keine Reaktion	Noch nicht ganz frei
	47 „	—	Keine Reaktion

Die Tabelle zeigt, daß die Blatthälfte, deren Stiel chloroformiert worden war, an einem Zeitpunkte stärkefrei geworden war, der zwischen 34 und 38, resp. zwischen 36 und 40 Stunden lag, während die Blatthälfte, deren Blattstielhälfte von Wasser umgeben war, nach 38, resp. nach 40 Stunden noch nicht völlig frei von Stärke war. Es verschwand also aus der Hälfte mit chloroformiertem Stiele die Stärke schneller als aus der mit nichtchloroformiertem Stiele.

Versuch M. Versuch über Lösung der Stärke bei Chloroformierung der Blattnerven.

Am 23. August 1909 wurden zwei gleichwertige Versuche in folgender Weise angestellt.

Ein kräftiges, stärkereiches Blatt wurde durch Umdrehung und Festlegung des Zweiges so gelagert, daß seine Unterseite nach oben sah. Von zwei kleinen Schalen, die dicht nebeneinander gerückt wurden, füllten wir die eine mit Chloroformwasser 1 : 10, die andere

mit Wasser, legten dann das Blatt mit dem Mittelnerven auf die Berührungsstelle der Schalen, so daß der Mittelnerv mit den Tangenten der Berührungsstelle zusammenfiel und der eine der größeren seitlichen Lappen auf das Wasser, der andere auf das Chloroformwasser zu liegen kam, während der Endlappen in die Luft hineinragte. Die Lappen wurden mittels langer Nadeln und Korkstücken fixiert. Wir verdunkelten den ganzen Apparat und erneuerten das Chloroformwasser alle 3 Stunden.

Der zweite Versuch wurde in ganz gleicher Weise angestellt, nur wurde Chloroformwasser 1 : 5 angewandt. Die Tabelle M gibt die Resultate der Versuche.

Tabelle M.

Blattlappen auf Chloroformwasser, auf Wasser und in der Luft.

Versuch	Nach	a auf dem Chloroformwasser 1 : 10	b auf dem Wasser	c in der Luft
1	Sofort		Intensive blaue Färbung	
	24 Std.	Weniger intens. Reakt.	Weniger intens. Reakt.	Weniger intens. Reakt.
	36 „	Schwache Reaktion	Schwache Reaktion	Schwache Reaktion
	42 „	Keine Reaktion	Keine Reaktion	Keine Reaktion
		a_1 auf dem Chloroformwasser 1 : 5	b_1 auf dem Wasser	c_1 in der Luft
2	Sofort		Intensive blaue Färbung	
	24 Std.	Weniger intens. Reakt.	Weniger intens. Reakt.	Weniger intens. Reakt.
	30 „	Weniger intens. Reakt.	Weniger intens. Reakt.	Weniger intens. Reakt.
	37 „	Schwache Reaktion	Weniger intens. Reakt.	Weniger intens. Reakt.
	45 „	Keine Reaktion	Noch nicht ganz frei	Schwache Reaktion
	48 „	—	Keine Reaktion	Keine Reaktion

Die Tabelle zeigt, daß bei Anwendung von Chloroformwasser 1 : 5 die Entstärkung zwischen 37 und 45 Stunden eingetreten war, während die auf dem Wasser und in Luft liegenden Teile erst zwischen 45 und 48 Stunden stärkefrei wurden. Auch hier war also die Blattpartie, die chloroformiert worden war, etwas schneller stärkefrei als die Partie, die bis auf die Zufuhr des Chloroforms ganz gleich behandelt worden war.

Die Resultate der Versuche L und M waren durchaus eigenartig und stimmten nicht mit den Resultaten von Czapek. Denn

Czapek hatte gefunden, daß Blätter mit durch Chloroformwasser $^1/_{10}$ (höchstens $^1/_5$) chloroformierten Blattstielen die Stärke weniger schnell lösen als die mit normalen Blattstielen. Daß die Blätter nach der Chloroformierung nach 3 Tagen normal wurden, wenn das Chloroformwasser entfernt worden war, spricht Czapek auch aus, doch kann wohl nach 3 Tagen alle Stärke auch schon durch Atmung verschwunden sein, so daß diese Angabe wohl wertlos ist.

Der Versuch L ist zuverlässiger als die von Czapek, denn Czapek arbeitete mit verschiedenen Blättern, während hier Hälften eines Blattes verglichen wurden.

Nach unserem Versuch M beschleunigt das Chloroform, wenn es die Zellen nicht tötet, die Geschwindigkeit der Stärkelösung. Es scheint das Chloroform hier also ähnlich wie bei der Atmung und Gärung als Reizmittel wirken zu können. Auch das Resultat des Versuches L ist vielleicht auf eine Reizwirkung des Chloroforms zurückzuführen.

Der Versuch K stimmt anscheinend nicht ganz mit den Versuchen L und M überein, doch ist es sehr wohl möglich, daß sich abgeschnittene Blattspreiten, ähnlich wie abgeschnittene Stiele, etwas anders verhalten als die am Stocke sitzenden.

Keinesfalls kann man ohne weiteres aus dem Verschwinden der Stärke auf eine Auswanderung der Assimilate schließen. Deshalb kann man auch den Versuchen Czapeks keine Beweiskraft zusprechen.

Da durch die Stärkeversuche die Frage nicht zu entscheiden ist, ob die Narkose des Blattstieles die Auswanderung der Assimilate hindert, mußten quantitative Versuche vorgenommen werden.

Zuerst wurde dazu genauer untersucht, wie sich die Blattstiele gegen Chloroformwasser verschiedener Konzentration verhalten.

Die Chloroformierung der Blattstiele wurde bei diesen wie bei den quantitativen Versuchen in folgender Weise ausgeführt. Ein Glasrohr (von 5 cm Länge und 1,8 cm Weite oder 6,5 cm Länge und 3 cm Weite) konnte unten mit einem Korke verschlossen werden, der zuerst mit einer Längsbohrung von der Weite der Stieldicke versehen und dann der Länge nach genau mitten durchgeschnitten worden war. Bei der Anbringung des Apparates am Blattstiele wurden die Korkhälften auf der Schnittfläche mit etwas Wollfett bestrichen und so um den Stiel gelegt, daß dieser in der Bohrung lag; dann wurde das Glasrohr übergeschoben, so daß die freie Öffnung nach der Blattspreite zu gerichtet war. In dieses

Gefäßchen wurde nun Chloroformwasser eingegossen und die Öffnung des Glasrohrs mit einem in Stanniol gehüllten Wattepfropfen gut verschlossen.

Es wurden nun zuerst Versuche mit abgeschnittenen Blättern ausgeführt, die mit den Stielen in Wasser eintauchten.

Wurden die Stiele intakt oder mit Watte abgerieben mit dem Apparat mit Chloroformwasser 1 : 10 umgeben, so blieben sie bis 32 Stunden (länger wurde der Versuch nicht fortgesetzt) anscheinend frisch und normal; ihr Parenchym ließ sich auch noch mit 5 %iger Salpeterlösung nach 3 Minuten plasmolysieren, wie es bei einem normalen Blattstiel der Fall war. Wenn man jedoch die Blätter dann, nachdem man das Chloroformwasser entfernt hatte, stehen ließ, so trat — bei genügend langer Einwirkung des Chloroformwassers — nach einiger Zeit Braunwerden und Wasseraustritt, d. h. schwere Erkrankung ein, die nach einiger Zeit zum Austrocknen des Stieles führte. Die Zeit des Absterbens war umso kürzer, je länger das Chloroformwasser eingewirkt hatte. Die folgenden Zahlen zeigen dieses Verhältnis genauer.

Einwirkung des Chloroformwassers 1 : 10	3½ Std.	5½ Std.	8½ Std.	24 Std.	32 Std.
Stiel, mit der Basis in Wasser, mit der chloroformierten Stelle in Luft:	nach 5 Tagen nicht erkrankt	nach 5 Tagen nicht erkrankt	nach 24 Std. braun u. krank	nach 18 Std. braun u. krank	nach 12 Std. braun u. krank

Wenn man die Stiele sonst gleich behandelter Blätter vor dem Versuch an der zu chloroformierenden Stelle mit feinen Längseinschnitten versah, so gestalteten sich die Resultate folgendermaßen:

Einwirkungsdauer des Chloroformwassers 1 : 10	12 Std.	24 Std.	30 Std.
Stirbt ab in Luft, Stiel in Wasser nach	30 „	20 „	14 „

Ganz anders verhielten sich die Blattstiele, wenn die Blätter an dem Weinstocke chloroformiert wurden. Chloroformwasser 1 : 10 ließ die Blattstiele, mochten sie eingeschnitten sein oder nicht, nach 24 stündiger Chloroformierung völlig gesund, denn die Blattstiele blieben auch nach Entfernung des Chloroforms dann fortgesetzt gesund. Wurde Chloroform 1/5 benutzt, so war das Resultat wechselnd; ein Teil der Blattstiele erkrankte, ein anderer Teil blieb gesund.

Versuch N.

Quantitative Bestimmung mit Blättern, deren Blattstiele in Chloroformwasser 1 : 5 standen.

I. Temp. 8—10°.

Am 20. Juni, 6 Uhr nachm. haben wir am Stocke 12 gesunde gleichmäßig entwickelte Blätter ausgesucht. Sie wurden in der Mitte durchschnitten, so daß die eine Hälfte mit dem Mediannerven auf dem Baume verblieb. Die abgeschnittene Hälfte wurde gewogen = 18 g und sofort bis zu konstantem Gewicht bei 100 ° getrocknet und gewogen = 4,2666 g Trockensubstanz, oder 23,70 % des Frischgewichts.

Die Stiele der 12 Blatthälften, welche am Stocke saßen, wurden mit längs verlaufenden Einschnitten versehen; und es wurde der Stiel nach Anbringung der Glasröhre (Länge = 5 cm, Breite = 1,8 cm) mit Chloroformwasser 1 : 5 umgeben. Die Lamina wurde mit Stanniol umhüllt.

Nach 13 Stunden wurde das Chloroformwasser zum ersten Mal erneuert. Das alte Chloroformwasser wurde in einer Flasche gesammelt. Dieses Chloroformwasser wurde analysiert, um den Grad der Chloroformverdampfung während der Nacht festzustellen. Der Chloroformgehalt war um die Hälfte gesunken. Wir haben das Chloroformwasser dann noch zweimal erneuert (½8 und ½12 Uhr am 21. Juni).

Nach 22 Stunden haben wir den Versuch beendigt. Die 12 Blatthälften auf dem Stocke wurden abgeschnitten und die Mediannerven mit den Blattstielen entfernt. Dann wurden die halben Spreiten sofort gewogen = 18 g Frischgewicht, und dann bei 100 ° bis zu konstantem Gewicht getrocknet = 4,1115 g Trockensubstanz, oder 22,84 % des Frischgewichts.

II. Temp. 8—10 °.

Gleichzeitig mit Versuch I haben wir einen gleichen Versuch mit 12 anderen Blättern gemacht, deren Stiel nicht chloroformiert wurde. Die abgeschnittenen Hälften wurden in frischem Zustande gewogen = 15 g und sofort bei 100 ° getrocknet = 3,7875 g Trockensubstanz, oder 25,25 % des Frischgewichts. Nach 22 Stunden wurde der Versuch beendigt. Die Blatthälften auf dem Stocke wurden abgeschnitten und die Mediannerven mit den Blattstielen

entfernt, dann gewogen = 15 g Frischgewicht und sofort bei 100 ° getrocknet = 3,5304 g Trockensubstanz, oder 23,53 % des Frischgewichts.

III. Temp. 13—14 °.

Gleichzeitig mit Versuch I und II haben wir ferner 12 Blatthälften von 12 anderen Blättern genommen, welche dasselbe Frischgewicht besaßen wie die in Versuch II (15 g). Wir haben sie mit der Oberseite auf Wasser gelegt und verdunkelt. Nach 22 Stunden haben wir auch diesen Versuch beendigt. Das Frischgewicht betrug 15 g, das Trockengewicht 3,6975 g oder 24,65 % des Frischgewichts.

Aus den Versuchen N (I bis III) ist folgendes für die Versuche mit dem Chloroformwasser 1 : 5, durch welches alle Blattstiele schwer erkrankten, abzuleiten:

Versuch II: Aus dem normalen Blatte verschwanden 1,73 % des Frischgewichts.

Versuch I: Aus dem Blatte mit chloroformiertem Stiele verschwanden 0,86 % des Frischgewichts.

Versuch III: Aus den auf Wasser liegenden Blattstücken verschwanden 0,6 % des Frischgewichts.

Danach könnte man schließen, daß durch den chloroformierten Blattstiel etwas Assimilate auswanderten, da anscheinend nur 0,6 % veratmet sind, während 0,86 % verschwanden. Freilich ist dieses Resultat nicht sehr sicher, da 1. der Versuch, welcher die veratmete Menge bestimmen sollte (Versuch III) nicht mit Blatthälften desselben Blattes unternommen und weil 2. das Frischgewicht nicht unter ganz gleichen Bedingungen eruiert wurde. Wenn auch die Differenz von 0,26 % noch einigermaßen erheblich ist, möchten wir doch noch nicht mit Bestimmtheit sagen, daß nach dem Resultat die Auswanderung nicht ganz unterdrückt sein könnte. Freilich würde nach unseren früheren Resultaten mit gebrühten Blattstielen es von vornherein wahrscheinlich sein, daß auch hier eine beschränkte Auswanderung stattfände. Ferner würde aus den Versuchen I und II zu schließen sein, daß in jedem dieser Fälle die aus den Blättern mit chloroformiertem (event. getötetem!) Blattstiel ausgewanderte Menge der Assimilate mindestens viel kleiner ist als die aus den normalen Blättern.

Versuch O.

Quantitative Versuche mit Blättern, deren Blattstiele narkotisiert worden waren.

A, Am 6. Juli 1910 haben wir 36 gleichmäßig entwickelte und gleichmäßig beleuchtete Blätter an der Pflanze ausgesucht. 24 davon wurden wie im vorigen Versuche mit einem Apparat montiert. Das Glasrohr war hier 6½ cm lang und 3 cm dick. Am 7. Juli 6 Uhr nachm. haben wir mit 12 Blättern einen Versuch begonnen. In das Glasrohr wurde Chloroformwasser 1 : 8 gegossen; die Einschnitte in die Blattstiele wurden mit einer Nadel gemacht. Das obere Ende des Glasrohres wurde mit einem Wattepfropfen und mit Stanniol verschlossen. Das Chloroformwasser wurde um 10 Uhr nachm. erneuert, sodann um 7 Uhr vorm. am 8. Juli. Das Chloroformwasser, welches in dem Glasrohr von 10 Uhr abends bis 7 Uhr morgens geblieben war und welches bei der Analyse zu Anfang 0,0499 % Cl oder 0,0559 $HCCl_3$ enthalten hatte, hat an Chloroform durch Verdampfen ungefähr die Hälfte verloren; es enthält nur 0,0252 % Cl oder 0,0282 % $HCCl_3$.

Wir konnten den Versuch nicht fortsetzen, weil es am 8. Juli den ganzen Tag regnete. Um 6 Uhr abends haben wir deshalb das Chloroform weggegossen und den Versuch unterbrochen. Am 13. Juli trat wieder schönes Wetter ein, und wir begannen von neuem denselben Versuch mit denselben Blättern.

Am 13. Juli, 6 Uhr abends haben wir wieder Chloroformwasser 1 : 8 in die Glasröhren gegossen (25 ccm in jedes Rohr). Die Glasröhren wurden mit einem von Stanniol umhüllten Wattepfropfen verschlossen. Das Chloroformwasser wurde um 8 Uhr nachm., um 11 Uhr nachm. am 13. Juli und um 5½ Uhr vorm., 8½ Uhr vorm., 11 Uhr vorm. und 2½ Uhr nachm. am 14. Juli erneuert. Am 13. Juli, 11 Uhr enthielt das Chloroformwasser 0,0426 % Cl oder 0,0516 $HCCl_3$. Also es ist nur 0,0023 % Chloroform verdampft. Am 14. Juli, 5½ Uhr vorm. enthielt das Chloroformwasser 0,0341 % Cl oder 0,0382 % $HCCl_3$; also es war in der Nacht 0,0177 % Chloroform verdampft. Es war also niemals wesentlich unter die Konzentration 1 : 10 gesunken. Das Temperaturmaximum am 14. Juli war 24°.

Am 14. Juli um 6 Uhr nachm., also nach 24 Stunden, haben wir das Chloroformwasser weggegossen und die Hälfte von jedem Blatte (6 rechte und 6 linke Hälften) abgeschnitten, so daß 6 rechte

und 6 linke Blatthälften mit dem Mediannerven auf dem Stocke blieben. Die abgeschnittenen Hälften wurden sofort gewogen und bei 100 ° bis zu konstantem Gewicht getrocknet.

Zeit a	Frischgewicht	17,8 g	100 g
	Trockengewicht	4,5751 g	25,70 %

Die anderen Hälften auf dem Baume wurden mit Stanniol verdunkelt.

B. Zur selben Zeit (a) haben wir von anderen 12 Blättern in derselben Weise die Hälften abgeschnitten, frisch gewogen und getrocknet.

Frischgewicht	19,1 g	100 g
Trockengewicht	4,9620 g	25,97 %

Die am Baume gebliebenen und mit Glasröhren montierten Hälften wurden mit Stanniol verdunkelt, und in die Glasröhren wurde Chloroformwasser 1 : 8 gegossen, das um 11 Uhr nachm. am 13. Juli, um 6, 9, 11 Uhr vorm. und 2½ Uhr nachm. am 14. Juli erneuert wurde.

C. Zur selben Zeit (a) haben wir ferner noch eine andere Portion von 12 gleichmäßig entwickelten Blättern genommen. Von jedem Blatt wurden in gleicher Weise wie oben die Hälften abgeschnitten, gewogen und getrocknet.

Frischgewicht	17,2 g	100 g
Trockengewicht	4,5115 g	26,22 %

Die am Stocke gebliebenen Hälften wurden mit Stanniol verdunkelt.

Das Wetter in der Nacht vom 13. zum 14. Juli war regnerisch, die Temperatur betrug 17—18 °. Am 14. Juli, 6 Uhr nachm. haben wir die 3 Versuche beendigt, die Blätter alle geerntet, die Blattstiele und Mediannerven entfernt und das Frischgewicht und das Trockengewicht bei 100 ° bestimmt.

Versuch A	Frischgewicht	18 g	100 g
	Trockengewicht	4,1958 g	23,31 %
Versuch B	Frischgewicht	19 g	100 g
	Trockengewicht	4,5519 g	23,95 %
Versuch C	Frischgewicht	18 g	100 g
	Trockengewicht	4,2166 g	23,42 %

Folgende Tabelle gibt uns die durch die Versuche gefundenen Zahlen an.

		I Sofort	II Prozent	III Nach dem Versuch	IV Prozent	V Differenz der Prozentzahlen
A.	Frischgewicht	17,8 g		18 g		Pro 100 g Frischgewicht verschwund.
	Trockengewicht	4,5751 g	25,70	4,1958 g	23,31	2,39 g Trock.-Gew.
B.	Frischgewicht	19,1 g		19 g		
	Trockengewicht	4,9620 g	25,97	4,5519 g	23,96	2,01 g „
C.	Frischgewicht	17,2 g		18 g		
	Trockengewicht	4,5115 g	26,23	4,2166 g	23,42	2,81 g „

Es wären also danach aus den normalen Blättern in 24 Stunden 2,81 % des Frischgewichts an Trockensubstanz verschwunden; weniger (2,39 %) aus den Blättern, deren Blattstiele zwei mal 24 Stunden (mit Zwischenraum von 4 Tagen) chloroformiert worden waren, dann aber ohne Chloroform 24 Stunden die Auswanderung durchführen konnten; am wenigsten aus den Blättern, deren Stiele von Chloroformwasser (ungefähr 1 : 10) umgeben waren, nämlich 2,01 % des Frischgewichts an Trockensubstanz.

Danach hemmt die Chloroformierung die Geschwindigkeit des Trockengewichtsverlustes. Denn es ist 0,8 % in C mehr vorhanden als in B. Dies muß auf das Konto der Auswanderung gesetzt werden.

Ob die Auswanderung der Assimilate durch die Chloroformierung gänzlich verhindert wird, kann man daraus nicht ohne weiteres schließen. Es sieht sogar aus, als ob noch geringe Auswanderung stattfände, da der durch die Atmung hervorgerufene Verlust wohl nicht über 1 % betragen haben wird. Dann würde das Blatt mit chloroformiertem Stiele sich ähnlich verhalten wie das mit gebrühtem Stiele.

Versuch P.

Quantitative Bestimmung der veratmeten Menge an Trockensubstanz in abgeschnittenen Blättern, deren Stiele chloroformiert waren.

Am 27. Juli 9 Uhr vorm. haben wir 17 gleichmäßig entwickelte Blätter abgeschnitten. Sie wurden längs des Mediannerven in zwei Teile geteilt. Die Blatthälften ohne Mediannerven wurden zwischen feuchtes Filtrierpapier unter eine Glocke gelegt und (im Dunkeln) 1 Stunde stehen gelassen, dann gewogen und bei 100 ° getrocknet.

Frischgewicht	28 g	100 g
Trockengewicht	6,4430 g	23,00 g

Die andern Blatthälften mit den Stielen wurden je mit einem Apparat, wie er in den vorhergehenden Versuchen gebraucht wurde, montiert. In den Blattstiel wurden Längseinschnitte mit einer Nadel gemacht; in die Glasröhren wurde Chloroformwasser 1 : 8 gegossen. Die Blatthälften wurden im Dunkeln mit dem Stiele in Wasser gestellt. Das Chloroformwasser wurde pro Tag 3 mal erneuert, und die Blätter wurden mit Wasser bespritzt. Nach 48-stündigem Atmen haben wir den Versuch beendigt, die Mediannerven mit den Blattstielen entfernt und dann die Blatthälften gewogen = 28,2 g Frischgewicht.

Sie wurden dann zwischen feuchtem Fließpapier unter einer Glocke 1 Stunde lang stehen gelassen, und dann wurden Frisch- und Trockengewicht bestimmt.

Frischgewicht	28,2 g	100 g
Trockengewicht	6,2334 g	22,10 g

Die Differenz betrug also ungefähr 0,9 $^0/_0$ des Frischgewichts; also für 10 Stunden ungefähr 0,19 $^0/_0$ des Frischgewichts. Danach scheint die Atmungsintensität in den abgeschnittenen Blättern mit chloroformierten Blattstielen geringer zu sein als in Blättern, die mit ihren normalen Stielen in Wasser stehen, keinesfalls ist sie stärker.

Ringelungsversuche.

Czapek sucht durch diese Versuche, wie auf S. 11 gesagt, zu entscheiden, ob das Parenchym der Rinde oder ob die Siebteile die Leitung der plastischen Stoffe wesentlich besorgen. Es ist ihm (1897, S. 11) bekannt, daß die Versuche von Ray, Hales, du Hamel, Cotta, Hartig übereinstimmend ergaben, daß eine Querleitung der Assimilate in der sekundären Rinde stattfinden kann. Er meint aber, sie hätten nicht festgestellt, bis zu welchem Grade. Seine Versuche sollen nun ergeben haben, daß Querleitung nur in sehr beschränktem Grade möglich sei.

Das ist aber aus dem Resultate seiner Versuche wohl nicht zu erschließen, das sicher keine quantitative Schätzung des Betrags der Längs- und Querleitung zuläßt.

Czapek hat einige Punkte ganz außer acht gelassen. Zuerst muß man ja beachten, daß die linke Ecke des └─┐ -förmigen Streifens die Nährstoffe eher erhält als jede Stelle der horizontalen Brücke. Ferner muß man beachten, daß hier doch mit großer Wahrscheinlich-

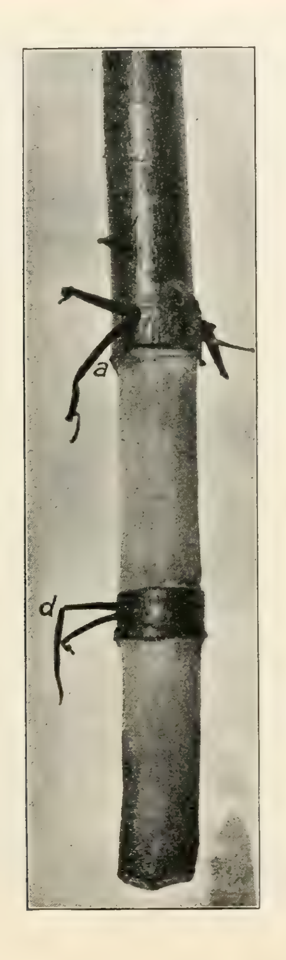
keit die Polarität der Achse eine große Rolle spielt. An der Ecke liegt ein relativ wirksamer, mit der Hauptmasse der Rinde in Verbindung stehender oberer Pol der Rinde, der deshalb auch zur Wurzelbildung besonders neigt. Ferner ist zu beachten, daß da, wo Wurzeln gebildet werden, ein die Nährstoffe absorbierender Punkt entsteht. So würden auch dann, wenn die Querleitung und Längsleitung ganz gleich erfolgten, die Resultate des Versuches verständlich werden. Zuletzt ist es von vornherein wahrscheinlich, daß in einem 5 mm breiten Rindenstreifen die plastischen Stoffe fast eben so leicht quer wie längs geleitet werden können, wenn sie in den Siebsträngen wandern. Die Siebstränge bilden ja im Tangentialschnitt der Rinde ein Anastomosennetz, in dem die Markstrahlen liegen. Die Markstrahlen sind ungefähr 0,25 mm hoch und 0,04 mm breit, die Siebstränge wahrscheinlich überall durch Siebplatten in Verbindung. Das Netz der Siebstränge wird also wahrscheinlich die plastischen Stoffe fast so gut längs wie quer leiten, und es werden besondere Ursachen sein, die den Anschein erwecken, als sei das nicht so. Trotz dieser Einwände, welche Herr Prof. Meyer von vornherein formuliert hatte, haben wir doch eine Reihe von Ringelungsversuchen angestellt, um die hierhergehörigen Erscheinungen besser zu charakterisieren.

Zuerst wurden einige Versuche mit abgeschnittenen Zweigen, die bei 18 bis 20° in dampfgesättigte Luft gehängt wurden, ausgeführt, von denen ich zwei beschreiben will.

1. Versuch. Am 9. Juli wurde ein 50 cm langes und 11 mm dickes Zweigstück an der Basis mit der in Fig. 6 dargestellten Ringelung versehen. Das untere Ende des senkrecht aufgehängten Zweigstückes war, wie die Figur zeigt, ganz von Rinde befreit. Nach 18 Tagen lagen die in Fig. 6 dargestellten Verhältnisse vor. Man sieht bei a einen Kallus, der nicht viel größer ist als der bei c, an der Basis. Der letztere ist direkt unter der Vertikalbrücke gar nicht entwickelt, relativ stark unter den Wurzeln. Die Wurzeln d sind recht weit hinten an der unteren Horizontalbrücke entstanden und ebenso gut ernährt wie die Wurzel e, die dicht an der Vertikalbrücke stand. Die Wurzeln d erhielten ihre Nahrung durch Querleitung; die Querleitung erscheint hiernach relativ ausgiebig. Auch der Kallus bei c spricht nicht gegen eine ausgiebige Querleitung.

2. Versuch. Der in Fig. 7 dargestellte Zweig von 17 mm Dicke hatte oben eine 7 mm breite Vertikalbrücke, dann eine Ringbrücke, von der zwei Vertikalbrücken von 6,5 mm Breite nach

dem unteren Ringe liefen. Der Zweig hing 25 Tage im dampfgesättigten Raume. Jetzt war an dem unteren Ringe unter der einen Vertikalbrücke ein Büschel Wurzeln entstanden, von denen die längste 15 cm lang war. Kallus war kaum entstanden. Das Wurzelbündel mußte seine Nährstoffe durch die Querleitung von



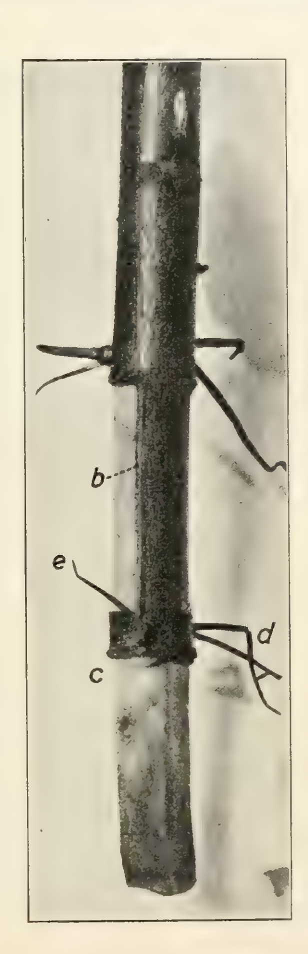


Fig. 6.

zwei je 5 mm langen Stücken des oberen Horizontalringes zugeleitet erhalten haben. Danach erscheint die Querleitung schon recht gut; in welchem Verhältnis ihre Größe zur Größe der Längsleitung steht, läßt sich aber selbstverständlich auch aus diesem Versuche nicht ersehen.

Eine zweite Serie [von Ringelungen wurde an Zweigen vorgenommen, welche mit der im Boden wurzelnden Pflanze in Verbindung blieben. Die Ringelung wurde an beblätterten Zweigen, unterhalb der beblätterten Region vorgenommen. Die von Rinde befreiten Stellen wurden sorgfältig durch Schaben von den letzten Resten des Kambiums befreit und dann frei gehalten. Die geringelte Partie wurde mit feuchtem Fließpapier umwickelt und mit einem oben und unten mittels eines Korkes verschlossenen Lampenzylinder umgeben, welcher mit Stanniol umhüllt wurde. Alle 2–3 Tage wurde das Fließpapier neu befeuchtet.

3. Versuch. Am 31. Juli wurde ein Zweig in der in Fig. 6a und b dargestellten Weise geringelt. Oben wurde eine 2 cm lange, 5 mm breite Vertikalbrücke (A) belassen, welche in einen 7 mm breiten Horizontalring (H) mündete. Von der Vertikalbrücke A um 180° entfernt läuft eine gleiche Vertikalbrücke B in den Ring R, unter welchem bei Z die Rinde ganz entfernt ist. Am 24. August wurde der Zweig geerntet. Er zeigte das Folgende:



Fig. 7.

Ganz oben fand sich, wie zu erwarten, ein starker Kallus (K), an ihm kräftige, hier durch den Glaszylinder aufwärtsgebogene Wurzeln. Einen fast ebenso starken Kallus finden wir unter dem oberen vertikalen Schenkel an der Unterseite des Ringes (bei k_1): dieser Kallus läuft nach hinten kaum weiter herum, aber es steht 90° von der Vertikalbrücke entfernt ein Büschel Wurzeln auf dem Ring (w). Ein immer noch kräftiger Kallus (k_2) ist am Grunde

des unteren Ringes ringsum entstanden. Die Nährstoffe, die zum Aufbau des Kallus k_2 nötig waren, mußten den halben oberen Rindenring quer durchlaufen, ebenso den unteren. Die Hauptmasse der Nährstoffe haben Kallus k_1 und die Wurzeln w an sich gerissen. Die Wurzeln w zeigen uns, daß durch Querleitung große



Fig. 6 a.

Mengen von Nährstoffen so schnell transportiert werden können, daß wir annehmen müssen, der schwächere Kallus k_2 hätte, wenn er stärker gesaugt hätte, ebenso groß werden können wie k_1. Es liegen eben hier andere Ursachen als die erschwerte Leitung vor, welche die quantitative Differenz zwischen Kallus k_1 und Kallus k_2 bedingen.

Auch die Versuche zeigen uns also, daß man aus den Resultaten der Ringelungsversuche auf keine besondere Beschränkung der Querleitung schließen darf.

Ähnlich verhielten sich die 5 anderen Ringelungen, welche noch hergestellt worden waren. Aus der Vergleichung der Objekte

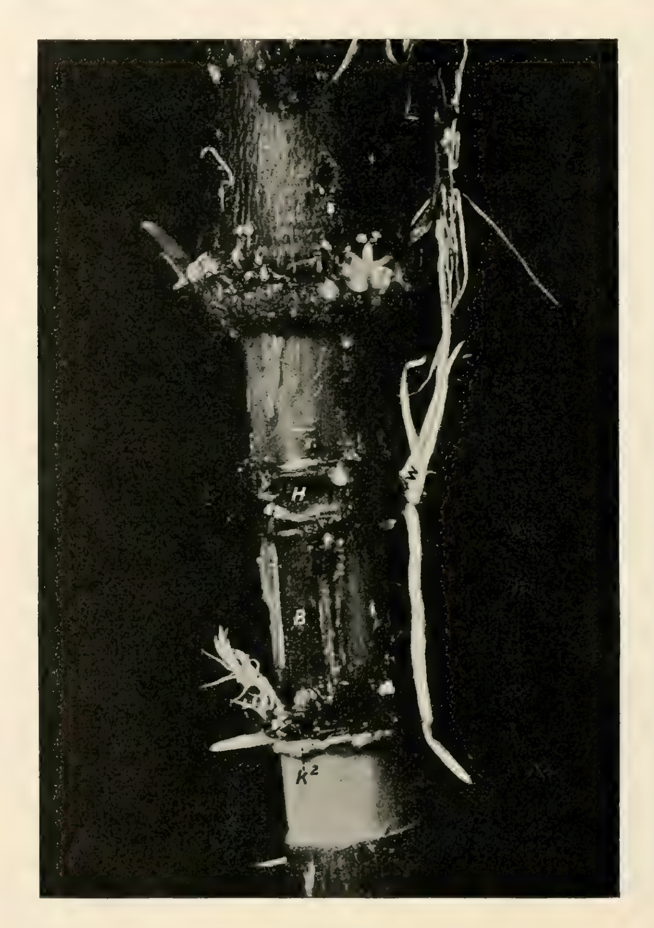


Fig. 6 b.

ergab sich ganz allgemein, daß gewöhnlich die Stellen unter den Vertikalschenkeln bevorzugt waren in der Anlage des Kallus, daß aber da, wo dort kein Kallus aus unbekannten Gründen entstand, der Kallus sich über die unteren eventuell auch oberen Ränder der Rindenringe verbreitete. Wenn Wurzeln auf dem Ringe entstanden, so wuchsen sie an allen Stellen desselben kräftig, und

unter ihnen wurde manchmal der Kallus am Ringe etwas stärker.

Aus allen Versuchsresultaten und Überlegungen geht danach wohl unzweifelhaft hervor, daß die Stärke der Anlage des Kallus kein einfacher Maßstab für die Leitungsgeschwindigkeit in den Bahnen für die plastischen Stoffe ist. Es läßt sich also aus den von Czapek und von uns gemachten Ringelungsversuchen kein Urteil über das Verhältnis der Schnelligkeit, mit der der Transport der plastischen Stoffe in der Längsrichtung und Querrichtung der Rinde erfolgt, gewinnen.

Zusammenfassung einiger Resultate.

Die Vorversuche, welche wir zur Kritik der mit der Jodprobe anzustellenden Auswanderungsversuche usw. mit Weinblättern machten, ergaben folgende Resultate. Sorgfältig ausgesuchte möglichst gleichmäßige Blätter eines Weinstockes zeigten mit der Jodprobe schon oft von vornherein eine verschieden intensive Blaufärbung. Auch wenn man gleich gebläute aussuchen würde, würde wahrscheinlich die Stärkemenge in den Blättern nicht gleich sein. Abends geerntete, mit Jod vorher auf Stärkereichtum geprüfte Blattstücke, welche mit der Oberseite auf Wasser gelegt und verdunkelt worden waren, lösten die Stärke innerhalb 56,5, 51,5, 46,5, 35,5 Stunden (Versuch B β). Die verdunkelte Hälfte eines am Stocke sitzenden Blattes, dessen andere Hälfte beleuchtet blieb, löste die Stärke nach 28 Std. Blattstücke gleicher Blätter lösten die in ihnen enthaltene Stärke am schnellsten am Stocke, langsamer, wenn sie mit der Oberseite auf Wasser lagen, am langsamsten, wenn sie mit der Unterseite auf Wasser lagen. Die Blattstücke, die mit dem Stiele in Wasser standen, lösten die Stärke schneller als die, welche mit der Oberseite auf Wasser lagen. Die Zeiten verhalten sich nach unsern Versuchen mit nach der Jodprobe annähernd gleich stärkehaltigen Blättern ungefähr wie 100 : 109 : 124 : 145 (Versuche B und C). Bei 8 ^{0} findet die Stärkelösung erheblich langsamer statt als bei 19 ^{0}.

Bei vergleichenden Versuchen über die Geschwindigkeit der Stärkelösung unter verschiedenen Umständen mittels der Jodprobe darf man danach niemals zwei verschiedene Blätter zum Vergleich heranziehen. Die Blatthälften des gleichen Blattes erscheinen bei der Jodprobe, soweit diese ein Urteil zuläßt, stets annähernd gleich mit Stärke beladen, so daß man die beiden Hälften eines Blattes zum Vergleich benutzen kann.

Da die bis zum Abend beleuchteten Weinblätter, wenn sie verdunkelt wurden, meist schon nach 30 Stunden die Stärke gelöst haben, so dürfen vergleichende Versuche in der Regel nicht über diese Zeit ausgedehnt werden. Auch ist bei den Versuchen zu beachten, daß die Blätter schon oft nach 35 Stunden die Stärke verlieren, wenn sie die Assimilate wesentlich nur zur Atmung verbrauchen können.

Ob die Geschwindigkeit der Stärkelösung in allen Fällen oder überhaupt einen Maßstab für die Intensität der Atmung oder Auswanderung abgeben kann, ist noch nicht untersucht.

Die Vorversuche, welche wir für die Methode der Trockengewichtsbestimmung anstellten, lehrten folgendes: Jede der beiden Blatthälftenportionen von 12 Blättern liefert für das gleiche Frischgewicht, welches ungefähr 14 g beträgt, das gleiche Trockengewicht. Die Trockengewichtsdifferenz betrug für 13,62 g 0,01 g, also 0,16 % des Frischgewichts (Versuch U). Gleich große Flächenstücke von je 12 Hälften von 12 Blättern, von denen die eine Portion direkt, die andere nach 45-stündigem Atmen, nachdem 0,1 g Trockengewichtsverlust eingetreten war, gewogen wurde, ergaben nach Sättigung der Zellen mit Wasser auf feuchtem Fließpapier das gleiche Frischgewicht (Versuch V). Man darf also wohl innerhalb gewisser Grenzen bei Versuchen, in denen die Blattstücke Einbuße an Trockengewicht durch Atmung oder Auswanderung erleiden, aus dem zuletzt resultierenden Frischgewichte auf ein gleiches Anfangsfrischgewicht schließen.

Das Gleiche zeigt Versuch C B, wo das Trockengewicht für 15,8 g Frischgewicht um 0,25 g abnahm, während das Frischgewicht gleich blieb.

Blatthälften, die mit den Stielen in Wasser standen, veratmeten in 40 Stunden 1,19 g des Frischgewichtes an Trockensubstanz, für 10 Stunden also 0,29 % (Versuch C A). Blatthälften der gleichen Blätter veratmeten einmal, mit der Oberseite auf Wasser liegend, in 68 Stunden 1,59 %, für 10 Stunden also 0,23 % des Frischgewichts an Trockensubstanz, das andere Mal, mit dem Blattstiel in Wasser, 2,19 % des Frischgewichts an Trockensubstanz, in 10 Std. also 0,32 %. Letztere Zahlen verhalten sich wie 100 : 139.

Der Versuch B A zeigte uns,

1. daß bei der Atmung der mit der Oberseite auf Wasser liegenden Weinblätter nur Kohlehydrate aufgebraucht werden, ferner

2. daß aus Blättern, die am Weinstocke sitzen, nicht nur Kohlehydrate, sondern auch andere Stoffe auswandern, und zwar in dem vorliegenden Versuche auf 1,06 % Kohlehydrate (der Frischsubstanz) 1,63 % Nichtkohlehydrate, und

3. daß die Bestimmung der Kohlehydrate in den mit Assimilaten gefüllten und den durch Auswanderung von Assimilaten entleerten Blättern keinen Aufschluß über die Größe der Auswanderung geben kann.

Als Blätter aus dem Freien genommen und gewogen wurden und dann in feuchtem Fließpapier mit Wasser gesättigt und gewogen wurden, nahmen 16,2 g um 0,2 g zu; für 31 g Frischsubstanz betrug in einem analogen Falle die Zunahme 0,4 g. Also betrug die Zunahme 1,23 und 1,29 %.

Für alle mit der Trockengewichtsmethode gemachten Versuche gilt, daß bei ihnen stets für eine gleichmäßige Sättigung der zu vergleichenden Blattstücke, von denen man ausgeht, mit Wasser gesorgt werden muß. Die Resultate unserer Versuche sind infolge der bestehenden Fehlerquellen nicht absolut genau zahlenmäßig richtig, aber die Resultate sind, da die in Rechnung gesetzten Ausschläge relativ groß sind, wohl alle sinngemäß richtig. Würde eine große Reihe von Versuchen gemacht werden, so daß Durchschnittszahlen gewonnen würden, so könnten die Resultate auch zahlengemäß völlig richtig gestellt werden.

Versuche mit operierten Blättern und mit der Jodmethode.

Wurde der Blattstiel eines Blattes auf einer Seite mit einem den Stiel halb durchteilenden Einschnitte versehen, so wurde die Stärke in beiden Laminahälften gleich schnell gelöst (Versuch G). Es erklärte sich dieses Resultat aus dem Vorhandensein von Anastomosen.

Ein Blatt, dessen Mittelnerv und oberer Teil des Blattstieles gespalten war, löste in beiden Hälften der Spreite die Stärke gleich schnell (Versuch E). Wurde dagegen bei einem sonst gleichen Versuche ein quer verlaufender Einschnitt in die eine der Blattstielhälften gemacht, welcher das eine große Leitbündel durchschnitt, so verschwand die Stärke in der Blatthälfte mit quer eingeschnittener Stielhälfte langsamer als in der anderen (Versuch F).

Würden wir die Annahme machen, daß die Beschleunigung der Stärkelösung in diesen Versuchen auf einer relativ starken

Auswanderung von Assimilaten beruhe, so könnten wir aus den Versuchen schließen, daß die Assimilate hauptsächlich durch die Leitbündel wandern, da die Querleitung in den Parenchymzellen bei den Operationen möglich blieb.

Darüber, ob die Assimilate im Siebteil oder im Tracheenteil geleitet werden, und in welcher Form das geschieht, sagen die Versuche nichts aus.

Versuche mit Blättern, deren Stiel gebrüht wurde, mit der Jodmethode und der Trockensubstanzmethode.

Aus den Versuchen H ging mit einiger Sicherheit hervor, daß an der Pflanze sitzende Blätter, deren Stiel gebrüht ist, die Stärke langsamer lösen als gleiche mit ungebrühtem Stiele, aber etwas schneller als mit der Oberseite auf Wasser liegende Blätter. Letzteres kann verschiedene Ursachen haben. Es könnte von ausgiebigerer Atmung, von der Umwandlung von Stärke in Eiweißkörper usw. oder von erhöhter Auswanderung der Assimilate herrühren.

Die quantitative Bestimmung des Verlustes an Trockensubstanz (Versuch J) sprach dafür, daß durch den gebrühten Stiel Auswanderung von Assimilaten stattfindet, daß aber die Auswanderung geringer ist als die, welche durch den intakten Blattstiel erfolgt. Im ersten Falle wandern in 48 Stunden ungefähr 3,6 %, im zweiten Falle ungefähr 1,1 % des Frischgewichts an Trockensubstanz aus.

Versuche mit plasmolysierten Blattstielen.

Die Plasmolyseversuche mit den Stielen der Weinblätter ergaben, daß die Stiele der am Stamme sitzenden Blätter sich in 5 %-iger und 10 %-iger Salpeterlösung in 44 Stunden nicht plasmolysieren ließen. In 10 %-iger Salpeterlösung trat nach 52 Std. Plasmolyse ein, dann aber waren auch die Stiele abgestorben.

Versuche mit Chloroform.

Versuche mit der Jodmethode: Nach Versuch K verschwindet die Stärke aus Blattstücken, die mit der Oberseite auf Wasser, und aus solchen, die mit der Oberseite auf Chloroformwasser 1 : 8 liegen, manchmal gleich schnell, manchmal in letzterem Falle etwas schneller. Mit der Unterseite auf Chloroformwasser 1 : 8 liegende Blätter lösen ihre Stärke langsamer als die mit der Oberseite auf Wasser liegenden. Bei Blättern mit halbiertem Stiele

und halbierter Spreite, deren eine Stielhälfte mit Chloroformwasser 1 : 10 umgeben war, deren andere Stielhälfte von Wasser umgeben war, wurde die Stärke in der ersteren Spreitenhälfte ein wenig schneller gelöst als in der zweiten (Versuch L). Wurde ein Blattlappen eines am Stock befindlichen Blattes auf Chloroformwasser gelegt, ein anderer auf Wasser, so löste ersterer die Stärke ebenfalls etwas schneller als der zweite (Versuch M).

Versuche mit der Trockengewichtsmethode: Versuch P zeigt, daß die abgeschnittenen Blätter, deren in Wasser stehender Blattstiel mit Chloroformwasser umgeben ist, anscheinend weniger Trockensubstanz in der Zeiteinheit veratmen als abgeschnittene Blätter, die mit normalem Blattstiele in Wasser stehen.

Aus den quantitativen Versuchen N und O geht hervor, daß die Chloroformierung des Blattstiels der am Stocke sitzenden Laubblätter mit Chloroformwasser (ungefähr 1 : 10) die Geschwindigkeit der Auswanderung der Assimilate vermindert. Dabei scheint noch eine geringe Auswanderung von Assimilaten durch den chloroformierten Blattstiel stattzufinden. Aus dem Blatt mit normalem Blattstiel wanderten anscheinend pro 24 Stunden ungefähr 2 % des Frischgewichtes, aus dem mit chloroformiertem Blattstiele anscheinend ungefähr 1 % des Frischgewichtes aus.

Ringelungsversuche: Unsere Ringelungsversuche haben ergeben, daß sich aus den Versuchen Czapeks kein Schluß über den Betrag der Längs- oder Querleitung in der Rinde ziehen läßt. Die Resultate unserer Ringelungsversuche schienen dafür zu sprechen, daß die Querleitung unter Umständen erheblich sein kann, doch konnte man auch nach ihnen kein Urteil über das Verhältnis der Ausgiebigkeit der Längs- und Querleitung fällen.

Literatur-Verzeichnis.

Bäsecke, Paul, Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel der Filicinen, sowie über den Ersatz des Korkes bei dieser Pflanzengruppe. Botan. Zeitung, 1908, Heft II—IV.

Czapek, Friedrich, Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Separatauszug aus den Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissenschaften in Wien, Mathem.-naturwiss. Kl., Bd. 106, Abt. I, März 1897.

Hanstein, Über die Leitung des Saftes durch die Rinde. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. II, 1860, S. 392.

Heine, Über die physiologische Funktion der Stärkescheide. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. III, S. 189, 1885.

Lehmann, F., Über eine maßanalytische Methode zur Bestimmung von Zuckerarten. Diss. Marburg 1908.

Meyer, Arthur, Erstes mikroskopisches Praktikum. Jena 1907.

— Über *Gentiana lutea* und ihre nächsten Verwandten. Arch. d. Pharm., Bd. 21, 7. u. 8. Heft, 1883.

Mohl, Einige Andeutungen über den Bau des Bastes. Botan. Zeitung, 1855, S. 873.

Rupp, E. und Lehmann, F., Titration von Zuckerarten. Arch. d. Pharm., Bd. 247, Heft 7, 1909.

Sachs, Über die Stoffe, welche das Material zum Wachstum der Zellhäute liefern. Pringsheims Jahrb., 1863 (A.), S. 183.

— Über die Leitung plastischer Stoffe durch verschiedene Gewebsformen. Flora, 1863 (B.), S. 33.

Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Botan. Zeitung, 1885, S. 737.

Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten.

Von

Hans Fitting.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

Orientierende Beobachtungen über die Blühvorgänge bei den verschiedensten Familien haben mir gezeigt, daß hier noch mancherlei entwicklungsphysiologisch interessante Probleme ihrer Lösung harren. Eines derselben soll Gegenstand dieser Arbeit sein. Bekanntlich fallen bei sehr vielen Blumen die Petalen oder auch die verwachsenen Kronen, die Staubgefäße und manchmal die Griffel völlig frisch und turgeszent ohne zuvorige Verfärbung und ohne vorhergegangene Welkerscheinungen ab, wenn die Blütendauer zu Ende ist. So verhalten sich, um nur einige Beispiele zu erwähnen, die Blüten vieler Rosaceen, Ranunculaceen, Geraniaceen, Cistaceen, Boraginaceen, Scrophulariaceen und Labiaten. Im Frühjahr 1909 beobachtete ich nun bei *Geranium pyrenaicum*, daß die Petala, auch an unbestäubten Blüten, manchmal vorzeitig sich loslösen, ehe sie (im Vergleiche mit anderen Blüten) ausgewachsen sind und ehe die Blüten das letzte Stadium ihrer Entwicklung erreicht haben. Aus der blütenbiologischen Literatur habe ich gesehen, daß ich nicht der Erste gewesen bin, der diese Beobachtung gemacht hat. A. Schulz (1902, S. 555) nämlich fügt seiner Beschreibung des Blühvorganges von *Geranium pusillum* folgende Anmerkung bei: „An heiteren, heißen Tagen fallen die Kronenblätter mancher dieser [unbestäubten] Blüthen ab, bevor sie völlig ausgewachsen sind und die Griffel ihre Entwickelung vollendet haben. Es ist dies eine auch bei anderen Gewächsen mit empfindlichen Kronenblättern vorhandene Erscheinung.“ Es erhoben sich nun hier viele inter-

essante Fragen als dankbare Aufgaben experimenteller Forschung: Unter welchen Bedingungen tritt die vorzeitige Ablösung der Kronblätter ein? Welcher Mechanismus ruft sie hervor? Zu welchen Vorgängen ist dieser Ablösungsprozeß seinem Wesen nach zu rechnen? Hat er eine biologische Bedeutung? Ist er, auch in anderen Familien, weiter verbreitet?

Diese und ähnliche Probleme haben mich in den beiden letzten Sommern eingehend beschäftigt. Dabei kam es mir weniger darauf an, die Untersuchung auf eine möglichst große Artenzahl auszudehnen, als nach Ermittelung besonders günstiger Versuchsobjekte die prinzipiell wichtigen Fragen durch eingehende Versuche so weit wie möglich zu klären. Immer wieder nämlich machte ich die Erfahrung, daß bei jeder Art eine zuvorige genaue Ermittelung der normalen Blühvorgänge unerläßlich ist, will man sich vor Scheinergebnissen schützen. Dieser Umstand erschwerte die Arbeit, da die Blühvorgänge für die allerwenigsten Pflanzen genauer bekannt sind.

Als ganz besonders günstige Versuchsobjekte erwiesen sich aus den verschiedensten Gründen die im botanischen Garten vom Frühjahr bis zum Herbste in größter Menge vorhandenen Blüten eben des *Geranium pyrenaicum*, bei dem mir die vorzeitige Entblätterung zuerst aufgefallen war. Es gelang leicht, die an dieser Pflanze gewonnenen Ergebnisse an Blüten aus anderen Familien zu erweitern und zu vertiefen, dabei auch einige merkwürdige, teilweise schon weit zurückliegende Literaturangaben in richtiger Weise zu interpretieren.

Abschnitt I. Der normale Blühvorgang bei *Geranium pyrenaicum*.

Seine Kenntnis ist für das Verständnis der Arbeit unerläßlich[1]).

Bei mittleren Temperaturen (20—22°) verläuft er etwa so: Wenn am Morgen die Sonne auf die Stöcke fällt, öffnen sich die Knospen, während die zuvor gekrümmten Blütenstiele sich gerade strecken. Steigt die Temperatur nicht zu hoch, so dauern die Blüten $1^1/_2$ bis 2 Tage.

Am ersten Tage verstäuben bei den morgens zum ersten Male aufgegangenen Blüten die Antheren, womit folgende Bewegungsvorgänge der Staubgefäße verbunden sind. In der Knospe sind die Stamina bogenförmig nach außen und abwärts gekrümmt. Nachdem die Blüte aufgegangen, richten sich zunächst, aber nicht immer gleichzeitig, die fünf episepalen Staubgefäße auf, die Antheren öffnend, danach die fünf epipetalen. Am

1) Bei A. Schulz (1902) findet man eine sehr genaue Beschreibung für einige andere Arten.

Abend des ersten Tages stehen alle Filamente aufrecht. In diesem Zustande schließt sich die Blüte vor dem Eintritt der Nacht, um sich am nächsten Morgen wieder zu öffnen. Im Laufe dieses zweiten Vormittags spreizen die Griffel auseinander, die zuvor fest aneinander lagen, worauf die Petalen am Nachmittage abzufallen pflegen. Hiernach schließt sich der Kelch langsam und richten sich die Griffel wieder auf, sich zusammenneigend. Die Antheren fallen gewöhnlich ab, ehe die Griffel spreizen.

Man kann also fünf Etappen des Blühvorganges unterscheiden:

I. Etappe. Öffnung des Perianths bis zum Beginne der Staubgefäßaufrichtung. Dauer ca. 1 Stunde oder länger.

II. Etappe. Aufrichtung und Verstäubung der episepalen Staubgefäße, dauert 3—5 Stunden.

III. Etappe. Aufrichtung und Stäubung der epipetalen Stamina. Dauer: je nach dem Zeitpunkte des Beginns; falls mittags beginnend bis gegen Abend dauernd.

IV. Etappe. Von Beendigung der Staubgefäßbewegung bis zum Beginne der Bewegung der Griffel. Dauer: 4—8 Stunden.

V. Etappe. Spreizen der Griffel bis zum Abfallen der Petalen. Dauer: einige bis viele Stunden.

Es wäre aber falsch, wenn man glauben würde, daß nur des Morgens Blütenknospen zum ersten Male aufgehen. Viele öffnen sich auch im Laufe des Tages bis zum Nachmittag. Die Blüten schließen sich abends also in ganz verschiedenen Stadien der Anthese, und zwar in der Regel um so schneller, je jünger sie sind.

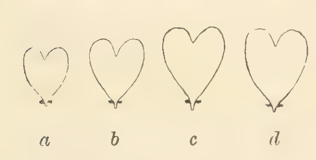


Fig. 1.
Kronblätter von *G. pyrenaicum.* *a* von einer halb offenen Knospe, *b* von einer Blüte mit 5 aufrecht. Staubgef., *c* von einer solchen mit 10 aufrecht. Staubgef., *d* von einer solchen mit spreiz. Griffeln. Nat. Größe.

Betrachtet man nun die Petalen während des Blühvorganges, so findet man, daß sie von Beginn desselben an noch stark wachsen, wie die Bilder zeigen (Fig. 1).

Auf die Geschwindigkeit des Ablaufes der Blühvorgänge haben selbstverständlich die Außenumstände einen sehr großen Einfluß. An heißen und sonnigen Hochsommertagen können diese Vorgänge sich auf einen Tag zusammendrängen, umgekehrt bei kühlem Regenwetter nicht selten mehr als zwei Tage in Anspruch nehmen. Darauf muß man achten, wenn man mit der Pflanze arbeiten will.

Abschnitt II. Vorzeitige Entblätterung von Blüten durch chemische Einflüsse.

A. Erste Versuche mit *Geranium pyrenaicum* und ihre Analyse.

Es kommt also, wie erwähnt, vor, daß die Blüten sich vorzeitig entblättern. Diese Erscheinung beobachtete ich zum ersten Male an Blüten von *Geranium pyrenaicum*, die ich im Mai 1909 zu bestimmtem Zwecke in das von der Sonne durchglühte Gewächshäuschen des Straßburger Instituts gestellt hatte, habe sie dann später bei der gleichen Art an heißen Tagen auch in unserem Garten gefunden, unter ähnlichen Bedingungen also wie A. Schulz bei *G. pusillum*. Zunächst war es natürlich nötig, den Vorgang selbst genauer kennen zu lernen. Dies geschah durch Versuche folgender Art:

Blütensprosse von *G. pyrenaicum*, morgens unter Wasser im Garten abgeschnitten, stellte ich vor das Ostfenster des Laboratoriums in die Sonne. Die Hälfte der alsdann sich öffnenden Blüten kam nach Markierung der gleichaltrigen in den Laboratoriumswärmeschrank (31—32°), die andere blieb zur Kontrolle vor dem Laboratoriumsfenster in 19—21°. Da später noch viele ähnliche Versuche mitgeteilt werden, kann ich mich wohl hier auf die Ergebnisse beschränken.

So oft diese Versuche auch wiederholt wurden, stets beobachtete ich folgende Tatsachen:

1. Bringt man die Blüten in den Dunkelraum des Laboratoriumswärmeschrankes und zwar in eine Temperatur von 31—32°, so entblättern sie sich sämtlich viel früher als normalerweise und ehe das letzte Blühstadium erreicht worden ist.
2. Diese vorzeitige Entblätterung erfolgt auffallend bald nach Versuchsbeginn und zwar um so schneller, je älter die Blüten sind.
3. Blüten, in denen die Griffel bereits spreizen, lassen die Petalen schon nach 10—25 Minuten fallen.
4. In Blüten, deren Griffel noch nicht spreizen, deren Stamina aber schon sämtlich aufgerichtet sind, fallen die Petalen nach 1—2 Stunden.
5. Sind erst fünf Staubgefäße aufgerichtet, so vergehen bis zur Entblätterung 2—3 Stunden.
6. Sind zu Versuchsbeginn alle Staubgefäße noch gesenkt oder die Knospen noch geschlossen, so dauert es 3—5 Stunden, bis das Perianth fällt.

7. Je jünger die Blüten noch sind, um so leichter läßt sich feststellen, daß die Blütenblätter vorzeitig fallen, ehe sie ausgewachsen sind (vgl. die Fig. 2).

8. Dieser vorzeitige Ablösungsvorgang tritt, wie ersichtlich, auch bei denjenigen Blüten ein, die noch unentwickelte Griffel haben. Er kann also nicht durch eine etwaige Selbstbestäubung der Blüten veranlaßt sein. —

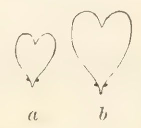


Fig. 2.
Kronblätter durch Laboratoriumsluft abgestoßen. *a* von einer in der Laboratoriumsluft aufgegangen. Knospe, *b* von einer Blüte mit spreiz. Griffeln. Nat. Größe.

Welche Bedingungen sind nun aber dazu nötig, um die vorzeitige Entblätterung zu veranlassen? Die Untersuchung lehrte ganz unerwarteterweise zunächst chemische Einflüsse als wirksam kennen.

Vor allem drängte sich natürlich der Gedanke auf, daß dieser Vorgang vielleicht die Folge davon sei, daß die Blüten durch das Abschneiden geschädigt werden. Indes trat die Entblätterung auch an Topfpflanzen ein und blieb an abgeschnittenen Stengeln aus, die selbst 12—14 Tage ohne Erneuerung der Schnittflächen vor dem Laboratoriumsfenster gehalten wurden.

Auch Wassermangel oder vorübergehende Welkvorgänge können nicht Schuld an der vorzeitigen Entblätterung sein: selbst an Blütensprossen, die ich vorübergehend oder dauernd stark welk werden ließ, blieb die Erscheinung aus. Die Blüten sind sogar so unempfindlich gegen Wassermangel, daß sie an Sprossen, die man in Gläschen ohne Wasser vor dem Laboratorium aufstellt, noch tagelang normal auf- und abblühen, nachdem das Laub schon völlig vertrocknet ist. Ja Welken hat im Gegenteil sogar einen hemmenden Einfluß auf die vorzeitige Entblätterung: stellt man ziemlich stark gewelkte Blüten in den Wärmeschrank, so tritt der Vorgang nicht mehr ein.

So müssen also andere Umstände maßgebend sein. Als solche kamen bei meinen Versuchen zunächst in Betracht: 1. Wärme, 2. Verdunkelung, 3. Luftfeuchtigkeit. Alle Versuche, die ich zur Prüfung dieser Bedingungen teils im Laboratorium, teils in dem wärmsten Gartengewächshause anstellte, lieferten wochenlang so völlig widersprechende Ergebnisse, daß mit Sicherheit geschlossen werden konnte, es müsse noch ein anderer, unbekannter Faktor beteiligt sein. Als solcher wurde nach mannigfach variierten methodischen Versuchen endlich die Laboratoriumsluft erkannt.

B. Vorzeitige Entblätterung durch Laboratoriumsluft.

a) Versuche mit *Geranium pyrenaicum.* Während der vorerwähnten Versuche wurde die allgemeine Versuchsmethodik so weit verbessert, daß sie exaktere Messungen erlaubte. Es sei darüber folgendes hier bemerkt.

Frühmorgens wurde eine große Menge Blütensprosse gesammelt. Im Hofe des Instituts, wo die Laboratoriumsluft nicht schädigend wirken konnte, suchte ich die geeignet erscheinenden Blüten aus. Jede solche Blüte wurde für sich mit einem ca. 10 cm langen Stengelstück abgeschnitten und nach Entfernung sämtlicher Laubblätter, Blütenknospen und aller abgeblühten Blüten mit gleichaltrigen gruppenweise zusammen in Gläschen sortiert. Solche Gruppen bildete ich zunächst immer fünf: 1. Knospen dem Aufblühen nahe, 2. Blüten mit noch gekrümmten Staubgefäßen, 3. Blüten mit 4—5 aufwärts gerichteten episepalen Staubgefäßen, 4. solche, bei denen alle Staubgefäße gerade gestreckt sind, die Griffel aber noch nicht spreizen, 5. Blüten mit spreizenden Griffeln. Diese Zubereitungsarbeiten nahmen 2—3 Stunden in Anspruch, wenn ich, wie fast stets, viele Blüten brauchte. Die abgeschnittenen und sortierten Blüten ließ ich bis zum Versuchsbeginne an schattiger Stelle außerhalb des Laboratoriums stehen. Eine Neusortierung innerhalb der Gruppen vor den Versuchen ermöglichte eine noch schärfere Auswahl gleich alter, gleich weit entwickelter Blüten. —

Ich teile nun zunächst einige Versuche mit, bei denen folgende Faktorengruppen auf ihren Einfluß geprüft wurden: a) Laboratoriumsluft, b) Dunkelheit, c) Laboratoriumsluft und Dunkelheit, d) außer beiden noch die Wärme. Sie lassen den Einfluß der Laboratoriumsluft klar erkennen. Zur Verdunkelung dienten Blechrezipienten, die wochenlang im Hofe des Instituts gelüftet worden waren. Der erste Versuch mit einem noch nicht zuvor gelüfteten Rezipienten hatte ein anderes Ergebnis als alle späteren mit gelüfteten. Er sei deshalb zuerst angeführt.

Versuch 1.

Geranium pyrenaicum. 24. V. 1909. Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen. Versuchsbeginn 11^{45}.

Schattig vor Laborator. 26°		Sonne vor Laborator.		Dunkel vor Laborator. 26°		Hell im Laborat. 27°		Dunkel im Laborator.		Wärmeschrank im Lab. dunkel 32°	
	Blüten 17		Blüten 17		Blüten 18		Blüten 17		Blüten 17		Blüten 18
										12^{35}	1
		1^{00}	1					1^{00}	—	1^{00}	—
2^{30}	2			2^{30}	16	2^{30}	14	2^{30}	12[1]	2^{30}	alle[1]
				4^{00}	17	4^{00}	alle	4^{00}	alle		
7^{00}	—	7^{00}	—							[Anm. 1 s. S. 193]	
25. V. 8^{00}	—	25. V. 8^{00}	—								

Aus diesem Versuche könnte man geneigt sein, zu schließen, daß die Verdunkelung ein sehr wichtiger Faktor sei. Die folgenden Protokolle zeigen aber, daß diese Annahme falsch ist.

Versuch 2.

Geranium pyrenaicum. 25. V. 1909. Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen.
11^{55} Versuchsbeginn.

Schattig vor Laborator. 26°	Sonne vor Laborator.	Dunkel vor Laborator. 26°	Hell im Laborat. 25°		Dunkel im Laborator.		Wärmeschrank im Lab. dunkel 32°	
Blüten	Blüten	Blüten		Blüten		Blüten		Blüten
17	17	18		18		18		18
							1^{15}	—
							2^{00}	6
			2^{30}	1				
			2^{40}	2			2^{40}	17
			3^{00}	3			3^{00}	alle
			3^{15}	—	3^{15}	2		
			4^{00}	16	4^{00}	10		
			4^{30}	—	4^{30}	15		
			6^{30}	alle	6^{30}	alle		
fallen erst im Laufe des 26. V.								

Der Versuch wurde öfters mit gleichem Erfolge wiederholt und auch mit älteren Blüten noch gemacht. Beispiel:

Versuch 3.

Geranium pyrenaicum. 2. VI. 1909. Blüten, bei denen die Griffel anfangen zu spreizen.
9^{20} Versuchsbeginn.

Dunkel vor Labor. 25°	Hell im Labor. 25°		Dunkel im Labor.		Wärmeschr. im Labor. dunkel. 31°	
Blüten		Blüten		Blüten		Blüten
7		8		8		8
	9^{55}	1			9^{37}	2
	10^{15}	6	10^{15}	7	9^{55}	4
Abends noch nicht	10^{25}	alle	10^{25}	7	10^{15}	7
entblättert			11^{00}	alle	10^{25}	alle

1) [Anmerk. z. Tabelle 1, S. 192.] Zwischen 1^{00} und 2^{30} wurde bei diesem Versuche nicht beobachtet. Die Zahlen geben jedesmal die Gesamtmenge der entblätterten Blüten an. Blüten, bei denen ein Petalum gefallen ist, sind stets als „entblättert" gezählt. Meist folgen die anderen sehr schnell dem ersten.

Verdunkelung hat also keinen Einfluß auf die Entblätterung, auch nicht, wie besondere oft wiederholte Versuche zeigten, wenn man die Blüten ganz früh am Morgen oder nach längerer Besonnung verdunkelt.

Die Petalen fallen aber in allen diesen Versuchen bei Gegenwart von Laboratoriumsluft, gleichgültig ob hell oder dunkel gehalten, und zwar bei Zimmertemperatur, oft nur wenig langsamer vorzeitig als bei 31^{0}. Dies gilt, scheint's, namentlich für die älteren Blüten. Schon daraus darf man schließen, daß im Wärmeschrank ebenfalls die Laboratoriumsluft, nicht die Wärme maßgebend ist. Wir werden später sehen, daß dies wirklich so ist.

Welcher Faktor der Laboratoriumsluft aber ist wirksam? Daß weder Lufttrockenheit noch Luftfeuchtigkeit maßgebend ist, lehrten Versuche wie der folgende.

Versuch 4.

Geranium pyrenaicum. 15. VI. 1909. Alle Staubgefäße aufrecht. 10^{45} Versuchsbeginn. Je 17 Blüten.

Schattig vor Laborator. 20^{0}	In feucht. Raum schattig vor Laborator.	Hell im Laborat.	Feucht. Raum hell im Laborat.	Wärmeschrank im Laborator. 31^{0}
				11^{25} 1
				11^{40} 5
			12^{00} 1	12^{00} 10
		12^{30} 3	12^{30} —	12^{30} 13
		12^{45} 5	12^{55} 3	12^{45} alle
		12^{55} 8	2^{30} 11	
		2^{30} 15	2^{45} 14	
		2^{45} 16	3^{30} 15	
Abends 0	Abends 0	3^{45} alle	3^{45} alle	

Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist also ohne Einfluß, hindert aber in Verbindung mit Laboratoriumsluft weder die vorzeitige Entblätterung noch ihre Geschwindigkeit.

Sonach können nur gasartige Verunreinigungen der Laboratoriumsluft in Betracht kommen, und zwar nach Lage der Umstände allein das Leuchtgas. Spuren seiner Verbrennungsprodukte nämlich können nicht das maßgebende sein; denn die Blüten entblätterten sich auch in Laboratoriumsräumen vorzeitig, in denen seit Monaten kein Leuchtgas gebrannt hatte. Den Beweis für die Richtigkeit dieser Überlegungen erbringen die folgenden eindeutigen Versuche.

Versuch 5.

Geranium pyrenaicum, 7. VI. 1909. Alle Staubgefäße geradegestreckt. Je 20 Blüten. 10^{57} Versuchsbeginn.

Schattig vor Laborat. 20 °	Schattig im feucht. Raum vor Labor.	Ebenso mit Leuchtgas	Schattig im trocknen Raum u. Leuchtgas	Hell im Laborat. 23 °	Wärmeschrank im Lab. dunkel 35 °
		11^{30} 0		11^{30} 0	11^{30} 3
		11^{45} 1			11^{45} 5
		12^{00} 6		12^{00} 4	12^{00} 9
		12^{35} 8	12^{20} 5	12^{35} 7	12^{35} 18
		12^{55} 15	12^{35} 7	12^{55} 8	12^{55} alle
		1^{30} 19	1^{20} 16	1^{30} 13	
		2^{30} alle	2^{30} alle	2^{30} 17	
7^{00} —	7^{00} —				

Versuch 6.

Geranium pyrenaicum. 6. VI. 1909. 5 Staubgefäße aufrecht. Je 17 Blüten. 12^{05} Versuchsbeginn.

Schattig vor Laborat. 27 °	Schattig in feucht. Raum vor Laborat.	Ebenso mit Leuchtgas	Hell im Laborat. 26 °	Wärmeschrank im Labor. dunkel 35 °
		12^{50} 4	12^{50} 3	12^{50} 8
		1^{10} 12	1^{10} 4	1^{10} 13
		1^{50} alle	1^{50} 6	1^{50} alle
			2^{25} 9	
	3^{00} 2		3^{00} 13	
			4^{00} 15	
5^{00} 0	5^{00} 2		5^{00} 16	
7^{00} 10	7^{00} 12			

Die Leuchtgasatmosphäre wurde in einer 5 Liter haltenden Glasglocke erzeugt, die vor den Versuchen oft ausgewaschen und lange gelüftet worden war. Kontrollversuche zeigten, daß die Blüten unter dieser Glocke ohne Leuchtgas nicht vorzeitig sich entblätterten. Das Leuchtgas wurde aus der Gasleitung in unbestimmter, aber nicht sehr großer Menge entnommen.

Man sieht aus diesen Protokollen schon:

1. Leuchtgas bewirkt vorzeitige Entblätterung.
2. Leuchtgasatmosphäre wirkt etwas intensiver als die Laboratoriumsluft.
3. Der Einfluß des Leuchtgases wird in feuchten Räumen nicht aufgehoben oder abgeschwächt.

Durch mannigfaltige Variation der Leuchtgasversuche kann ich diesen Ergebnissen noch folgende hinzufügen:

4. Zwar wirkt das Gas, wenn man von sehr kleinen Gaszusätzen zur Luft ausgeht, um so intensiver, je mehr Gas man nimmt.

5. Aber die Entblätterungsgeschwindigkeit wird gegenüber gewöhnlicher Laboratoriumsluft doch nur verhältnismäßig wenig vergrößert.

6. So fallen selbst bei viel Leuchtgasgegenwart die Petalen in Zimmertemperatur

bei Blüten mit	spreizend. Griffeln . .			nach	30	Min.	bis	2 Std.
„ „ „	allen	aufrecht.	Staubgef.	„	45	„	„	3 „
„ „ „	8	„	„	„	1½	„	„	3 „
„ „ „	keinen	„	„	„	3	„	„	6 „

7. Demgegenüber ist es äußerst auffallend, wie verhältnismäßig schnell die Blüten sich entblättern, wenn man sie in eine an Leuchtgasspuren selbst sehr arme, also sehr „reine" Laboratoriumsluft bringt.

Wie empfindlich die Blüten sogar gegen unmerkliche Leuchtgasspuren sind, ersieht man beispielsweise aus folgendem Versuche:

Versuch 7.

Geranium pyrenaicum. 10. VI. 1910.

In meinem sehr großen Laboratoriumszimmer war während der ganzen Nacht gelüftet worden, morgens 7 Uhr wurden die Fenster geschlossen; große Ventilationsflächen in der Wand aber, durch die dauernd eine kräftige Luftzirkulation stattfand, blieben offen. Gas wurde nicht gebrannt.

11^{45} stellte ich 14 Blüten (mit aufrechten Stamina) in das Zimmer.

Es entblätterten sich 12^{45} 2, $1^{00} + 1$; 2^{30} waren schon alle Petalen gefallen.

Kontrollblüten vor dem Fenster dieses Zimmers blieben bis zum nächsten Tage frisch.

Die eminente Empfindlichkeit gegen Leuchtgas sieht man auch aus Versuch 1, wo die Blüten sich in einem Blechrezipienten aus dem Institut entblätterten, der vorher nicht gelüftet worden war.

So sind die Blüten von *Geranium pyrenaicum* ein ganz hervorragendes Reagens auf Laboratoriumsluft, ein Reagens, mit dem man schon in ganz wenigen Stunden diese Luft auf ihre Reinheit prüfen kann.

b) **Versuche mit anderen Formen.**

Sie hatten nur den Zweck, festzustellen, ob die Laboratoriumsluft (d. h. das Leuchtgas) nach kürzerer Zeit bei anderen Pflanzen ähnliche Wirkungen hat. Wie bei den ersten Versuchen mit *G.*

pyrenaicum verwendete ich den Laboratoriums-Wärmeschrank und eine Temperatur von 31—32°. Mit den Versuchspflanzen verglichen wurden Kontrollpflanzen, die in der reinen Luft des später zu beschreibenden Thermostaten bei der gleichen Temperatur sich befanden. Geprüft wurden wieder ganz verschieden alte Blüten.

Bei der Familie der Geraniaceen fand ich die vorzeitige Entblätterung in Laboratoriumsluft sehr weit verbreitet. Verglichen mit entsprechend alten Stadien von *G. pyrenaicum* ließen ihre Petalen fallen:

etwa ebenso rasch oder etwas schneller: *Geranium dissectum*, *pratense*; *Erodium cicutarium*, *E. Botrys*;

etwas langsamer: *G. sanguineum*, *pusillum*, *nodosum*, *molle*, *Robertianum*, *phaeum*, *aconitifolium*, *cristatum*; *Erodium Manescavi*;

noch etwas später: *G. ibericum*, *macrorrhizum*, *maculatum* und *Pelargonium zonale*.

Wiederum entblätterten sich alle Blüten vorzeitig; selbst aus den Knospen fielen nach genügend langer Einwirkung der Laboratoriumsluft die Blätter heraus.

Keinen ausgesprochenen und schnellen Einfluß der Laboratoriumsluft während einer Versuchsdauer von 1—2 Tagen konnte ich wahrnehmen bei *Ranunculus bulbosus*, *Prunus Padus*, *Syringa*, *Cardamine pratensis*, *Cistus* sp., *Veronica chamaedrys*, *Chelidonium majus*, *Potentilla opaca*, *Paulownia imperialis*, *Rosa* sp., *Verbascum Lychnitis*, *thapsiforme*, *Linum perenne*, *usitatissimum* und *alpinum*. Ein geringer Einfluß ist vielleicht bei *Philadelphus coronarius* vorhanden. Hier würden nicht bloß die Petalen, sondern auch die Staubgefäße vorzeitig sich loslösen. Trotz dieser negativen Resultate (auch mit größeren Mengen von Leuchtgas bei *Linum perenne* und *Philadelphus coronarius*) zweifle ich nicht einen Augenblick daran, daß sich bei genügender Ausdauer noch viele Pflanzen finden lassen, bei denen das Leuchtgas und die Laboratoriumsluft in ähnlicher Weise wie bei Geraniaceen die Loslösung von Blütenteilen in unausgewachsenem oder ausgewachsenem Zustande veranlassen werden.

C. Vorzeitige Entblätterung durch Kohlensäure.

a) Versuche mit *Geranium pyrenaicum*.

Selbstverständlich kann Leuchtgas nicht die Ursache dafür sein, daß die Blütenblätter von *G. pyrenaicum* und anderen Arten häufig im Freien vorzeitig fallen. Es müssen also offenbar noch andere Faktoren diese Erscheinung auszulösen imstande sein. Die weitere Analyse hatte natürlich zur Voraussetzung, daß die Versuche außerhalb des Laboratoriums fortgesetzt wurden. Als „Freiluftlaboratorium“ diente mir der Hof des Institutes. Bei diesen Versuchen, von denen in den nächsten Abschnitten die Rede sein wird, fiel es mir nun 1909 auf, daß manchmal größere Mengen von Blüten sich vorzeitig entblätterten, die längere Zeit unter einer Glasglocke, abgeschlossen von der Außenluft gestanden hatten.

Diese Beobachtung[1]) drängte die Frage auf, ob etwa Sauerstoffmangel oder größere Mengen von Kohlensäure wirksam sind. Diese im Jahre 1910 ausgeführten Versuche zeitigten sehr auffallende und merkwürdige Ergebnisse.

Die Partiärpressung des Sauerstoffs habe ich durch Verdünnung der Luft mit Wasserstoff aus Griesheimer Bomben variiert. Als Gasräume dienten 1½ Liter fassende, gut gelüftete Glasglocken, die zuvor mit *Geranium*-Blüten auf ihre Reinheit geprüft worden waren. Mannigfach abgeänderte Versuche hatten völlig negative Resultate. Weder hat die vorübergehende oder dauernde Verminderung oder Erhöhung der Sauerstoffpression oder die Ausschließung des Sauerstoffs irgend welchen Einfluß auf die Entblätterung der Blüten, noch die plötzliche „Luftveränderung" bei Überführung in gewöhnliche Luft, nachdem die Versuche 3 bis 4 Stunden gedauert haben.

Ganz anders verhielt es sich mit der Kohlensäure. Gleich bei den ersten Versuchen, bei denen die Hälfte der Luft durch Kohlensäure ersetzt wurde, trat vorzeitige Entblätterung ein und zwar in geradezu verblüffend schneller Weise! Verwandt wurde die Kohlensäure des Handels, die in Stahlflaschen komprimiert ist. Das Gas wurde mit Luft wieder in den 1½ Liter haltenden Glasglocken gemischt, nachdem es eine Waschflasche mit Kalilauge, eine solche mit Kalipermanganat und endlich eine mit Wasser passiert hatte. Ich teile hier einige der ersten Versuche mit.

Versuch 8.

Geranium pyrenaicum. 13. VI. 1910. Temp. 22°.

a) 12 Blüten, Griffel spreizend:

7 Min.	12 Min. nach Versuchsbeginn
0	alle entblättert.

b) 10 Blüten ebenso:

5 Min.	7 Min.	10 Min.
0	+ 4	+ 6 entblättert.

c) 12 Blüten, alle Staubgefäße aufrecht:

8 Min.	11 Min.	13 Min.
2	+ 8	+ 2 entblättert.

d) 12 Blüten, 5 Staubgefäße aufrecht:

10 Min.	15 Min.	20 Min.
0	+ 9	+ 3 entblättert.

1) Im Sommer 1910 habe ich sehr oft, aber vergeblich versucht, diese Wirkung abgeschlossener Luft wieder hervorzurufen. Sollten die betreffenden Glocken 1909 nicht lange genug gelüftet worden sein?

e) 12 Blüten, alle Staubgefäße gesenkt:

25 Min.	30 Min.	35 Min.	40 Min.	
1	+ 4	+ 3	+ 3	entblättert.

f) 12 im Aufblühen begriffene Knospen:

40 Min.	später
4	+ 0

Die Reaktion tritt also sehr viel schneller als in Leuchtgas ein, aber insofern ähnlich, als junge Blüten längere Zeit bis zur Entblätterung brauchen als alte, dem normalen Abblühen nähere.

Natürlich bedurfte es noch eines exakten Beweises, daß bei diesen Versuchen wirklich die Kohlensäure der wirksame Faktor ist. Es konnten ja auch Verunreinigungen durch Gase in Betracht kommen. Jedenfalls aber können es nicht kleine Mengen von Leuchtgas sein; denn diese würden, wie wir schon gesehen haben, sehr viel langsamer ihre Wirkung entfaltet haben.

Zunächst nun erwies sich solche Kohlensäure, die ich im Kippschen Apparate aus Marmor mit reiner Salzsäure hergestellt hatte, nach entsprechender Waschung nicht weniger wirksam. Daß in diesem Falle nicht die letzten Spuren von Salzsäure eine Wirksamkeit der Kohlensäure vortäuschen, ist aus dem negativen Ausfall vieler Versuche mit geringen Mengen von Salzsäuredämpfen zu schließen.

Daß tatsächlich allein die Kohlensäure der veranlassende Faktor ist, das geht endlich am schlagendsten aus der Wirksamkeit der „physiologisch“ hergestellten Kohlensäure in unserer Expirationsluft hervor. Die Expirationsluft wurde unter Wasser durch ein Glasrohr ausgeatmet und in einer Glasglocke von 1 ½ Liter Fassungsvermögen gesammelt. Um die CO_2 möglichst anzureichern, wurde das zum Versuche verwendete Luftquantum mehrfach hintereinander aus- und eingeatmet.

Versuch 9.

Geranium pyrenaicum. VII. 1910. Temp. 20°.

a) 10 Blüten, alle Staubgefäße aufrecht.
4^{22} Versuchsbeginn:
Entblättert nach 18 Min. 4; 20 Min. + 1; 22 Min. + 3; später + 0.

b) 10 Blüten, ebenso:
Entblättert nach 15 Min 1; 20 Min. + 5; später + 0

Aber auch die einmal expirierte Atemluft ist wirksam:

Versuch 9 a.

10 Blüten, wie in Versuch 9:
Entblättert nach 10 Min. 2; 12 Min. + 3; später + 0.

Ebenso verliefen andere solche Versuche.

Ihr wichtigstes Ergebnis ist neben dem Nachweis, daß Kohlensäure die Blüten vorzeitig entblättert, die Erkenntnis, daß selbst schon geringe Mengen von Kohlensäure, so auch durch „Atmungsluft“ verunreinigte (Laboratoriums-)Luft, in kurzer Zeit große Wirkungen tun können! Schon in solcher Luft würde man z. B. keine Untersuchungen über die Schlafbewegungen der *Geranium*-Blüten machen können, weil diese Blüten hier vorzeitig ihre Petalen verlieren.

Die Expirationsluft des Menschen enthält nach Hammarsten (Physiol. Chemie, 7. Aufl., 1910, S. 11) im Mittel 4,38 % Kohlensäure. Warum in ihr einige Blüten sich nicht vorzeitig entblättern, das werden wir gleich sehen.

Wie groß ist nun aber die Empfindlichkeit der Blüten gegen Kohlensäure und bei welchem CO_2-Gehalt der Luft ist die Entblätterungsgeschwindigkeit am größten? Daß hier eine Abhängigkeit von der Kohlensäuremenge besteht, sieht man schon aus einem Vergleiche der Versuche 8, 9 und 9 a, weiter auch aus folgenden Zahlen.

Versuch 10.

Geranium pyrenaicum. VII. 1910. Temp. 22°.

12 Blüten, alle Staubgefäße noch gesenkt.

a) Ungefähr $^2/_3$ CO_2 und $^1/_3$ Luft gemischt:
25 Min. nach Versuchsbeginn 8, 35 Min. + 4 entblättert.

b) Ungefähr $^1/_5$ CO_2 und $^4/_5$ Luft gemischt:

Nach 25 Min.	45 Min.	später	
2	+ 3	+ 0	entblättert.

Ermittlung der kleinsten, noch wirksamen Kohlensäuremengen.

Es kam mir nur auf eine Orientierung an. Die ziemlich rohe Versuchsmethodik konnte nicht mehr leisten, ließ aber das Wesentliche klar genug hervortreten. Ich verfuhr so, daß ich die Blüten wieder in die $1^1/_2$ Liter-haltigen Glasglocken unter den Einfluß entsprechender Gasgemische brachte.

Die Gasmischung stellte ich so her: Auf die Außenfläche der im Lichten ca. 19 cm hohen und 10 cm weiten zylindrischen Glocken mit ebenen Grundflächen brachte ich mit Ölstift eine Zentimeterskala an. Hierauf wurden unter Wasser die entsprechenden CO_2- und Luftmengen eingefüllt und durch Schütteln und mehrfaches Stürzen gemischt. Die Glocken waren nach Einfüllung des Gases natürlich mit Deckeln geschlossen worden. Die Blüten kamen in einem Gläschen in das Gasgemisch. Durch die mit dem Einbringen

der Blüten unvermeidlich verbundenen Luftbewegungen mag das Gasgemisch etwas verändert worden sein, doch kommen die kleinen Fehler wohl kaum in Betracht.

Ich begnüge mich wieder mit der Mitteilung einiger Protokolle.

A. Blüten mit spreizenden Griffeln.

Versuch 11. Je 10 Blüten. 20°.

	5	6	7	9	11	12	14	15	17	20 Min.	Sa.
10 cm CO_2	2		+ 1	+ 2	+ 5						10
5 cm ,,				3	+ 6	+ 1					10
2 cm ,,					3	+ 2	+ 2		+ 2	+ 1	8
1 cm ,,								3	+ 1		4

Versuch 12. Je 8 Blüten. 22°.

	5	6	7	8	9	10	11	14 Min.	Sa.
10 cm CO_2		1	+ 3	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1		8
5 cm ,,		1	+ 1	+ 2	+ 3	+ 1			8
2 cm ,,	1	+ 0	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	8

B. Blüten mit aufrechten Staubgefäßen.

Versuch 13. Je 10 Blüten. 18°.

	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17 Min.	Sa.
CO_2 konz.				2		+ 3		+ 5						10
15 cm CO_2						5		+ 2		+ 3				10
10 cm ,,			2			+ 3		+ 3		+ 2				10
5 cm ,,								3		+ 2			+ 3	8
2 cm ,,						2				+ 2			+ 5	9
1 cm ,,														0

Versuch 14. Je 10 Blüten. 17°.

	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18 Min.	Sa.
10 cm CO_2				1			+ 7		+ 2						10
7,5 cm ,,							6		+ 4						10
5 cm ,,									2			+ 1		+ 5	8
2 cm ,,									2			+ 2		+ 2	6
1 cm ,,															0

C. Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen.

Versuch 15. Je 10 Blüten. 23°.

	15	17	19	21	23	35 Min.	Sa.
10 cm CO_2	2		+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	6
5 cm ,,	2	+ 1					3
2 cm ,,							0

Versuch 16. Je 10 Blüten. 19°.

	10	11	12	16	17	18	19	21	23	25	30 Min.	Sa.
$^2/_3$ CO_2 $^1/_3$ Luft				1	+ 4	+ 1	+ 2		+ 1	+ 1		10
10 cm CO_2		1		+ 1	+ 1	+ 1		+ 2	+ 1	+ 1	+ 2	10
5 cm ,,		1	+ 1			+ 1	+ 1					4
2 cm ,,												0

D. Blüten mit nur gekrümmten Staubgefäßen.

Versuch 17. Je 10 Blüten. 22°.

	27	47	60 Min.	Sa.
10 cm CO_2	1	+ 1	+ 1	3
2 cm „				0
2 cm „				0

Diese Versuche sind wohl ohne genauere Erklärungen verständlich. Die Zeit ist vom Versuchsbeginn an gerechnet. Die unter den Zeitangaben stehenden Zahlen geben die Zahl der entblätterten Blüten an. Die Summazahl soll anzeigen, wie viele Blüten überhaupt, beim Ende der Versuche, wenn dieselben auch noch so lange fortgesetzt wurden, entblättert waren.

Die wichtigsten Ergebnisse dieser Versuche sind folgende:

1. Je jünger die Blüten, um so geringer ist, in der landläufigen Weise ausgedrückt, die „Empfindlichkeit" gegen CO_2. Eben aufgegangene Blüten entblättern sich noch kaum in 10 cm CO_2, Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen durchschnittlich schon in Luft mit 5—10 cm CO_2, Blüten mit allen aufrechten Staubgefäßen schon in Luft mit 2 cm CO_2, solche mit spreizenden Griffeln gar schon teilweise bei nur 1 cm CO_2-Gehalt[1]).

Bei diesen Versuchen entspricht 1 cm CO_2 in Prozenten ausgedrückt etwa 4—5 %, 2 cm 8—10 % CO_2 usw.

2. Sehr bemerkenswert ist ferner die Tatsache, daß solche Blüten, die nicht kürzere Zeit nach Überführung in die CO_2-haltige Luft sich entblättern, ihre Petalen auch dann behalten, wenn sie in dieser Atmosphäre sich weiter entwickeln: Sie bleiben in diesem Falle frisch, um sich schließlich, nachdem die Griffel längere Zeit empfängnisfähig gewesen, in normaler Weise, also nicht vorzeitig, zu entblättern. Es tritt sonach offenbar sehr schnell eine Art Gewöhnung an die Kohlensäure ein, ganz im Gegensatz zum Leuchtgas.

Zahlreiche Versuche zeigten mir, daß es dabei ganz gleichgültig ist, ob die Glocken im Dunkeln oder im Lichte stehen.

---

1) Daß die „Empfindlichkeit" mit dem Alter der Blüten zunimmt, ließ sich viel einfacher und eleganter durch Versuche mit Expirationsluft nachweisen. Dabei verwendete ich jedesmal nach tiefem Atemholen die Luft eines einmaligen Expiriums. Diese enthält etwa (vgl. S. 200) 4,4 % CO_2. Das Ergebnis ist folgendes:

I. Blüten mit spreiz. Griffeln. Es entblättern sich von 10 : 10, 8 : 7, 8 : 7.
II. „ „ aufrecht. Staubgef. „ „ „ „ 10 : 7, 10 : 10, 10 : 5, 10 : 8.
III. „ 7—8 „ „ „ „ „ „ 10 : 0, 10 : 3.
IV. „ 5 „ „ „ „ „ „ 10 : 1, 10 : 0.

3. Eine Starre machte sich bei allen diesen Versuchen trotz Verwendung großer CO_2-Mengen also nicht bemerkbar.

Ermittelung der maximalen Fallgeschwindigkeiten.

Auch dazu habe ich in ähnlich rober Weise orientierende Versuche gemacht, unter Berücksichtigung der weiteren Frage, bei welchem Kohlensäuregehalte der Luft die maximale Entblätterungsgeschwindigkeit bei den verschiedenen Entwicklungsstadien der Blüten erreicht wird. Da ich keinen Anspruch darauf mache, aus meinen Protokollen irgend welche „Gesetze" abzuleiten, so will ich mich, im Interesse der Kürze der Arbeit, darauf beschränken, die Resultate mitzuteilen.

Die maximale Fallgeschwindigkeit beträgt bei Zimmertemperatur etwa:

			Die Hauptmenge fiel bei:
I.	bei Blüten mit spreiz. Griffeln	3—12 Min.	5—8 Min.
II.	„ „ „ aufrecht. Staubgef.	4—14 „	8—12 „
III.	„ „ „ 8 „ „	9—27 „	12—14 „
IV.	„ „ „ 5 „ „	10—40 „	15—17 „
V.	„ „ „ gesenkten „	18—150 „	25—35 „

Die maximale Fallgeschwindigkeit wird erreicht ungefähr:

I.	bei Blüt. m. spreiz. Griffeln	in Luft m. 2 cm od. 2—5 cm CO_2
II.	„ „ „ aufrecht. Staubgef.	„ „ „ 5—10 „ CO_2
III.	„ „ „ 8 „ „	„ „ „ etw. wen. als 10 cm CO_2
IV.	„ „ „ 5 „ „	„ „ „ um 10 cm CO_2
V.	„ „ „ gesenkten „	„ „ „ etw. mehr als 10 cm CO_2.

Die Zunahme der „Empfindlichkeit" gegen Kohlensäure mit dem Alter der Blüten spricht sich also auch darin aus, daß die maximale Fallgeschwindigkeit bei einem kleineren Kohlensäuregehalte der Luft erreicht wird.

Einfluß von konzentrierter Kohlensäure.

Auch zu diesen Versuchen verwendete ich die Bombenkohlensäure. Freilich ist diese Säure nicht ganz rein. Wie mir Herr Professor Thiele gütigst mitteilte, enthält sie in der Regel nach seinen eigenen Prüfungen gegen 7 % Luft. Eine weitere Reinigung erwies sich für meine Zwecke als unnötig. Als ich Blüten unter Wasser in diese Säure brachte, beobachtete ich nämlich folgendes:

Blüten mit spreiz. Griffeln: alle entblättern sich
„ „ aufrecht. Staubgefäßen: nur wenige „ „
nämlich von 10 : 2, von 10 : 2, von 10 : 5;
Blüten mit 5 aufrecht. Staubgefäßen: noch weniger entblättern sich
nämlich von 10 : 2, von 10 : 0, von 10 : 0, von 10 : 1,
selbst bei langer Versuchsdauer.

Bei so hohen Kohlensäurekonzentrationen tritt also offenbar schnell Starre ein; ob unter dem Einflusse der Säure oder des Sauerstoffmangels, das ist durch meine Versuche noch nicht entschieden. Doch spricht der gleiche Ausfall von weiteren Versuchen, bei denen ich Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen in ein Gasgemisch aus halb Wasserstoff, halb Bombenkohlensäure brachte, durchaus zugunsten der letzteren Annahme. Daß es eine Starre bei Sauerstoffmangel gibt, werde ich später durch andere Versuche zeigen.

b) Versuche mit anderen Formen.

Von großem Interesse schien die Frage, ob eine so merkwürdige Empfindlichkeit der Blüten gegen Kohlensäure weiter verbreitet ist. Ich beschränkte mich dabei auf ganz rohe Versuche, indem ich die Blüten in ein Gemisch von $^1/_2$ Luft, $^1/_2$ CO_2 oder $^1/_3$ Luft, $^2/_3$ CO_2 brachte. Dabei fanden sich ohne langes Suchen viele Pflanzen mit solcher Empfindlichkeit und darunter eine Anzahl, welche *Geranium pyrenaicum* ganz ungeheuer an Entblätterungsschnelligkeit übertrifft! Alle Blüten wurden für die Versuche in ähnlicher Weise zugerichtet wie bei *G. pyrenaicum* (vgl. S. 192).

Zunächst seien die Versuche mit anderen Geraniaceen angeführt. Von solchen habe ich nur verhältnismäßig wenige geprüft.

Wie *G. pyrenaicum* verhält sich *G. dissectum*, auch bezüglich Entblätterungsgeschwindigkeit.

Nur die Blüten im letzten Stadium mit spreizenden Griffeln reagierten bei: *G. pratense*. Beispiel: 8 Blüten 20°. $^1/_2$ CO_2 $^1/_2$ Luft = 30 Min. 2, 34 Min. + 2, 37 Min. + 4; *G. Robertianum:* Reaktionszeit 10—25 Min.; *G. sanguineum* ähnlich wie *G. pratense*, doch reagierten auch noch ältere Blüten mit nicht spreizenden Griffeln.

Gar nicht reagierten *G. molle* und *G. pusillum* oder selbst von den ältesten Blüten nur ganz vereinzelte.

Glänzende Objekte, wenigstens an trüben Tagen, sind dagegen viele Erodien.

1. *Erodium Manescavi.* Reagiert im ersten Blühstadium (Staubgef. stäuben) wie im zweiten (Griffel empfängnisfähig); z. B.:

15 Blüten mit spreiz. Griffeln $^2/_3$ CO_2 $^1/_3$ Luft =	2	3	$3^1/_2$	4	5 Min.
	2	+ 4	+ 5	+ 1	+ 3
14 Blüten mit stäub. Staubgef. $^1/_2$ CO_2 $^1/_2$ Luft =	6	8	9	10	11 Min.
	3	+ 5	+ 3	+ 2	+ 1

2. *E. moschatum* ähnlich wie vorige Art. Jüngere Blüten brauchen etwas längere Zeit.

3. *E. gruinum* ältere Blüten mit empfängnisfähigen Griffeln wie *E. Manescavi*.

4. *E. Ciconium* entblättert sich noch geschwinder als die vorigen. An älteren Blüten beginnt die Reaktion schon nach $^3/_4$—1 Min.!

5. *Pelargonium* verschiedene rot- und violettblühende Rassen. Blüten mit spreizenden Griffeln beginnen nach 25 Min. sich zu entblättern. Nach 1 Stunde ist schon die große Mehrzahl von ihnen entblättert. Bei einigen Rassen fallen auch die Petalen bei Blüten, deren Griffel noch nicht spreizen.

Hervorragende Resultate erzielte ich nun aber weiter bei *Linum*, *Helianthemum*, *Borago*, *Verbascum*.

6. *Linum perenne*.

Beispiel: 20 Blüten $^1/_2$ CO_2 $^1/_2$ Luft

1	1^{15}	1^{30}	2	2^{30}	8	9	13 Min.
4	+ 2	+ 5	+ 2	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1

7. *Linum usitatissimum*.

Beispiel: 21 Blüten $^2/_3$ CO_2 $^1/_3$ Luft

1^{30}	2^{00}	2^{30}	3^{30}	5^{30} Min.
2	+ 9	+ 5	+ 1	+ 4

12 Blüten, davon 9 junge, kurz zuvor erblühte.

1^{30}	2	7	10 Min.
1	+ 5	+ 5	+ 1

8. *Linum alpinum*. Reagiert langsamer als die beiden vorigen Arten.

Beispiel: 14 Bltn. $^1/_2$ CO_2 $^1/_2$ Luft

3	5	7	9	13 Min.
1	+ 7	+ 3	+ 1	+ 1

9. *Linum maritimum* und *L. flavum* reagieren nicht, oder doch nur deren älteste Blüten undeutlich.

10. *Helianthemum vulgare*. Selbst ganz junge Blüten reagieren prompt.

Beispiel: 13 Blüten $^2/_3$ CO_2, $^1/_3$ Luft

4	5	6^{30}	7^{30}	8	9 Min.
1	+ 6	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1

11. *Borago officinalis*. Ältere Blüten werfen die Kronen schon ab nach 1—2 Minuten. Bei jungen dauert es bis zu 30 oder 40 Minuten, ehe die letzten gefallen sind. Es ist nicht ganz leicht, die Blüten nach dem Alter zu sortieren. Nimmt man eine größere Zahl, so beginnt das Abfallen der Kronen ungefähr nach 1—1$^1/_2$ Minuten und verteilt sich auf eine verschieden lange Zeit.

Beispiel: 10 Blüten $^3/_4$ CO_2 $^1/_4$ Luft

1^{30}	2^{15}	2^{45}	4^{15}	8	10	13	18 Min.
1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1

12. *Verbascum thapsiforme*. Bei den *Verbascum*-Blüten muß man die Vorsichtsmaßregeln ergreifen, die sich aus dem Abschnitte IV ergeben. Diese Pflanze übertrifft alle die übrigen an Reaktionsgeschwindigkeit. Die ersten Blüten fallen schon nach 30 Sekunden, die Mehrzahl in 1—3 Minuten. Wiederum fallen zuerst die Kronen der

älteren Blüten[1]). Doch auch bei jungen[2]) beginnt die Reaktion manchmal schon nach 1 Minute, bei der Mehrzahl von ihnen meist erst nach 4—7 Minuten. Eben erst erblühte entblättern sich entweder gar nicht oder erst nach längerer Zeit.

13. *V. Lychnitis* ähnlich wie vorige Art. Reaktionszeit bei Blüten im I.[2]) wie II.[1]) Blühstadium im Mittel 1—5 Minuten.

14. *V. nigrum* ergab keine positiven Resultate.

Keinen Einfluß der Kohlensäure nahm ich wahr bei *Papaver Rhoeas*, *P. somniferum*, *Eschholtzia californica*, *Chelidonium*, *Cerinthe major*, *Veronica spicata*, *V. longifolia*; ein ganz geringer macht sich vielleicht geltend bei *Philadelphus coronarius*, *Lysimachia vulgaris*, wahrscheinlich bei *Anagallis arvensis*. Doch bedürfen diese Arten weiterer Untersuchung.

Das Reaktionsvermögen gegen Kohlensäure ist also augenscheinlich bei den Blütenpflanzen sehr weit verbreitet und zwar nicht nur bei Chori-, sondern auch bei Sympetalen. Am interessantesten scheinen mir dabei die fabelhaft kleinen Reaktionszeiten, die sich bei Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien fanden: wie 30 Sekunden bei *Verbascum thapsiforme*, 1—2 Minuten bei *Linum perenne* und *usitatissimum*, *Erodium ciconium*, *Borago officinalis* und *Verbascum Lychnitis*, und zwar bei Blüten, die ohne CO_2-Einwirkung noch stundenlang oder tagelang sich erhalten hätten! Aber auch die „Empfindlichkeit" gegen CO_2 scheint bei diesen Formen nicht geringer zu sein als bei *G. pyrenaicum*. Wenigstens habe ich bei *Linum perenne* und bei *Erodium Manescavi*, den einzigen daraufhin untersuchten Formen, auch so kleine CO_2-Mengen wirksam gefunden, wie sie in unserer Atmungsluft enthalten sind (4—5 %).

D. Vorzeitige Entblätterung durch andere Chemikalien.

Bei *Geranium pyrenaicum* habe ich noch einige andere Chemikalien geprüft. Sehr wirksam war zunächst Tabaksrauch, auch schon in ganz kleinen Quantitäten. Schon daraus ist ersichtlich, daß dieser Rauch nicht wegen seines Gehaltes an CO_2 wirkt. Noch deutlicher tritt dies hervor durch die Wirkungsart des Rauches. Selbst bei Anwesenheit sehr kleiner Quantitäten tritt im Gegensatze zu CO_2 keine Gewöhnung der Blüten ein. Wie bei Gegenwart ganz geringer Leuchtgasmengen entblättern sich nämlich alle Blüten, selbst ganz junge, wenn auch erst nach 4—6 Stunden. Auch die Reaktionszeiten im Tabaksrauch gleichen denen im Leuchtgas.

1) mit aufwärts gekrümmten unteren Staubgef. } vergl. dazu
2) mit noch geraden unteren Staubgef. } Abschnitt IV

Ferner entblättern sich die Blüten vorzeitig in Chloroform- und Ätherdämpfen. Doch müssen die Partiärpressungen der Dämpfe ziemlich hoch sein. Wiederum fallen die Petalen je nach dem Alter der Blüten verschieden schnell. Die Reaktionszeiten sind im ganzen etwa so lang wie in Leuchtgas. Ob bei Verwendung von wenig Dämpfen die Reaktion wie in CO_2 infolge von Gewöhnung oder von Anästhesie ausbleibt, läßt sich natürlich nicht leicht entscheiden.

Eine geringe Wirksamkeit kommt auch Salzsäuredämpfen zu, aber nur, wenn sie in sehr großer Menge verwendet werden. Ich habe die Reaktion hier nur bei folgender Versuchsanordnung beobachtet: Die Blüten blieben den Dämpfen ausgesetzt, bis die Stiele anfingen zu welken; nach Übertragung in Luft erfolgte früher oder später die Entblätterung. Ich gebe von meinen zahlreichen, gleich abgelaufenen Versuchen ein Beispiel.

Versuch 18. *Geranium pyrenaicum.*

10 Blüten mit aufrecht. Staubgef. HCl-Dämpfen 23 Min. lang ausgesetzt, dann in Luft. Entblätterung erfolgte:

	27	40	42	43	75	76	95	Min. nach Versuchsbeginn
bei	1	1	1	2	1	2	2	Blüten.

Auch bei einigen Blüten von *Borago* scheint HCl wirksam.

Keinen Einfluß auf die *Geranium*-Blüten beobachtete ich bei Verwendung von Ammoniakdämpfen, selbst bis zur und über die Schädlichkeitsgrenze angewendet, ebensowenig in Terpentindämpfen.

Man sieht also: Durch sehr verschiedenartige Chemikalien, wie Leuchtgas, Äther, Chloroform, Tabaksrauch, Salzsäuredampf, besonders aber durch Kohlensäure kann man Blüten (der verschiedensten Pflanzen) schnell zur vorzeitigen Entblätterung bringen.

Abschnitt III. Vorzeitige Entblätterung durch thermische Einflüsse.

Gewiß könnte man sich vorstellen, daß die Blüten der Geranien an heißen Sommertagen deshalb manchmal vorzeitig sich entblättern, weil die CO_2-Produktion in den Blütenteilen vorübergehend abnorm gesteigert wird. Doch hat es vorläufig keinen Zweck, solchen Überlegungen nachzugehen. Denn schon vor meinen Kohlensäureversuchen habe ich die Entdeckung gemacht, daß die Petalen auch durch thermische Einflüsse zu vorzeitigem Falle gebracht werden

können. An solche war ja neben photischen vor allem zu denken. Von beiden Faktoren habe ich zunächst noch einmal den Einfluß des Lichtes, und zwar gleich bei der ersten Analyse der Entblätterungsbedingungen, genauer untersucht. Weder plötzliche Verdunkelung, noch plötzliche Besonnung zuvor verdunkelter oder beschatteter Blüten hatte eine Wirkung. Dagegen trat Fall der Petalen schon nach kurzer Zeit, nach 10—20 Min., ein, wenn mit der Besonnung eine Erwärmung, auf etwas über 40 ^{0}, verbunden wurde oder wenn ich die Blüten im Dunkeln oder im diffusen Lichte entsprechend hoch erwärmte. Schon diese Versuche bewiesen, daß allein von beiden Faktoren die Erwärmung wirksam ist, vorausgesetzt daß nicht bei diesen ersten Versuchen (im Gewächshäuschen des Instituts) noch Spuren von Leuchtgas als störend in Betracht zu ziehen waren. Die weitere Untersuchung hat diese letztere Annahme völlig entkräftet.

Daß aber bei dem Einflusse der Erwärmung auf die Blüten Besonderheiten vorliegen müßten, zeigte folgende weitere Beobachtung: Bringt man Blüten aus 23—24 ^{0} in das Gartenwarmhaus (32—33 ^{0}), so fallen sie nicht vorzeitig; vorzeitige Entblätterung tritt dagegen bei Temperaturen von 39—42 ^{0} ein. Offenbar also ist nicht schlechthin eine Erwärmung, sondern eine Erwärmung um oder auf eine bestimmte Gradzahl oder eine plötzliche Erwärmung erst wirksam. Zugleich zeigt dieser Versuch ganz schlagend, daß im Laboratoriumswärmeschrank mit 31—33 ^{0} nicht die Wärme, sondern die Laboratoriumsluft die Petalen zu Falle bringt.

Um den Einfluß der Wärme auf die Blüten genauer zu studieren, hatte ich natürlich wieder die Laboratoriumsluft auszuschalten. Leider standen mir elektrische Thermostaten nicht zur Verfügung. Jedoch gelang es in meinem „Freiluft“ laboratorium, dem Institutshof, trotz Gasheizung der Wärmekästen die Leuchtgasverunreinigungen auszuschließen:

Die Thermostatenkästen oder Eimer wurden nicht auf Fußgestelle oder Dreifüße gestellt, sondern auf rings geschlossene, an sie luftdicht angelötete Blechmäntel. Der Brenner kam durch einen Schieber in den vom Mantel umgrenzten Raum unter die Thermostaten. Die Verbrennungsprodukte des Gases und etwaige unverbrannte Leuchtgasspuren fanden einen Ausweg durch einen senkrecht aufsteigenden, 1,60—2 m hohen Schornstein, der im oberen Teile des Blechmantels angelötet war. Brennt das Gas, so ist der Luftstrom durch den Schornstein groß genug, um alle schlechte Luft so weit aus dem Bereiche des Thermostaten zu entführen, daß „Schädigungen“ der Blüten höchst selten vorkamen. Als Thermostaten benutzte ich teils einen doppelwandigen Blecheimer (vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, 1904, S. 95, II. Aufl), in den ich auf eine

Kristallisierschale eine tubulierte Glasglocke von ca. 2 Liter Fassungsvermögen stellen konnte, teils einen größeren doppelwandigen Zinkkasten mit rechteckigen Wänden, natürlich nach zuvoriger gründlicher Lüftung. Als eigentliche Versuchsräume dienten meist Glasglocken, nach außen durch Wasser völlig abgeschlossen. Um auch die letzten Spuren schlechter Luft auszuschließen, verfuhr ich nun so: Die entfernt vom Thermostaten mit ganz reiner Luft gefüllten und in die wasserhaltigen Kristallisierschalen gestellten Glocken wurden zunächst in der Erwärmungsvorrichtung bis auf die gewünschte Höhe erwärmt, die Temperaturen im Innern der Glocken dabei durch ein Thermometer kontrolliert, das mit einem mehrfach ausgekochten Korke luftdicht in dem Tubulus befestigt war. Hierauf wurden die Blüten unter die Glocken gebracht und zwar entweder durch Öffnung des Versuchsraumes im Thermostaten oder, wie in den ersten Versuchen stets, in einiger Entfernung vom Wärmekasten, oder nach Abstellung des Gases.

Ich komme nun zu den Versuchen. Zunächst war es offenbar nötig, einen Einblick in die Abhängigkeit des ganzen Blühvorganges von verschiedenen Temperaturen zu gewinnen. Zu dem Zwecke habe ich verschieden alte Blüten und zwar fünf Gruppen zu je 12 gleichaltrigen Blüten gleichzeitig in den Thermostaten, bei den ersten Versuchen in etwa 30 °, dann in immer höhere Temperaturen gebracht. Damit verglichen wurden entsprechend alte Blüten, die ins Laboratorium oder in den Laboratoriumswärmeschrank gestellt worden waren.

Die folgende Tabelle gibt einen kurzen Überblick über diese Versuchsreihen. Es ist, in Stunden, angegeben, wann jedesmal die ersten, die Hälfte (fett gedruckt) und die letzten Blüten sich entblätterten.

I. Versuche in reiner Luft im Institutshofe.

	Vers. 19. 31. VII. 09 30,8—31,5 °			Vers. 20. 29. VII. 09 33,8—34,5 °			Vers. 21. 28. VII. 09 36,5—37 °		
Knospen	8^{00}	?	?	9^{15}	?	?	9^{15}	—	—
alle Staubgef. gekr.	5^{40}	**6^{25}**	?	6^{30}	**9^{15}**	?	5^{40}	**9^{15}**	—
5 „ aufrecht	2^{40}	**5^{40}**	6^{25}	3^{30}	**6^{00}**	8^{15}	4^{32}	**5^{20}**	8^{35}
alle „ „	1^{10}	**2^{10}**	5^{40}	0^{45}	**1^{40}**	8^{15}	0^{45}	**1^{05}**	?
Griffel spreiz. . .	0^{56}	**1^{25}**	4^{40}	0^{30}	**0^{38}**	1^{00}	0^{07}	**0^{35}**	1^{00}
	Vers. 22. 2. VIII. 09 39,5 °			Vers. 23. 3. VIII. 09 39,5 °			Vers. 24. 4. VIII. 09 40 °		
Knospen	—	—	—	—	—	—	—	—	—
alle Staubgef. gekr.	4^{00}	—	—	8^{08}	—	—	—	—	—
5 „ aufrecht	1^{00}	—	—	6^{15}	—	—	0^{31}	**1^{11}**	—
alle „ „	0^{15}	**0^{28}**	1^{10}	0^{10}	**0^{37}**	—	0^{08}	**0^{31}**	0^{51}
Griffel spreiz. . .	0^{08}	**0^{24}**	0^{38}	nicht geprüft			0^{08}	**0^{13}**	0^{40}

Ein wagerechter Strich bedeutet, daß Entblätterung für die betr. Anzahl überhaupt ausblieb.

II. Versuche in Laboratoriumsluft bei höherer Temperatur als 30 °.

	Vers. 25. 31. VII. 09 30,8—31,5 °			Vers. 26. 28. VII. 09 32 °			Vers. 27. 29. VII. 09 33,8—34,5 °		
Knospen	3^{05}	4^{20}	5^{05}	3^{20}	4^{10}	7^{15}	3^{30}	4^{10}	5^{30}
alle Staubgef. gekr.	2^{40}	2^{50}	3^{35}	?	ca. 3	4^{10}	3^{00}	3^{30}	4^{00}
5 „ aufrecht	1^{50}	2^{05}	2^{40}	1^{40}	?	3^{20}	1^{45}	2^{15}	3^{00}
alle „ „	0^{35}	1^{10}	1^{50}	0^{35}	1^{00}	3^{20}	0^{45}	1^{15}	1^{45}
Griffel spreiz. . .	?	0^{35}	1^{20}	0^{35}	?	0^{45}	0^{20}	0^{30}	0^{45}

	Vers. 28. 2. VIII. 09 39,3 °			Vers. 29. 3. VIII. 09 39,3 °			Vers. 30. 4. VIII. 09 40,5—41 °		
Knospen	2^{38}	4^{28}	—		nicht geprüft		2^{12}	3^{13}	?
alle Staubgef. gekr.	2^{03}	2^{48}	4^{28}	3^{03}	4^{03}	8^{03}	1^{21}	1^{33}	2^{05}
5 „ aufrecht	?	1^{00}	?	1^{38}	2^{08}	2^{43}	1^{08}	1^{13}	1^{38}
alle „ „	0^{17}	0^{29}	1^{20}	0^{32}	0^{37}	1^{53}	0^{20}	0^{28}	1^{08}
Griffel spreiz. . .	0^{08}	0^{19}	0^{33}		nicht geprüft		0^{07}	0^{24}	0^{30}

III. Versuche in Laboratoriumsluft unter 30 °.

	Vers. 31. 28. VII. 09 22 °			Vers. 32. 29. VII. 09 22 °			Vers. 33. 2. VIII. 09 23 °		
Knospen		nicht geprüft		6^{10}	8^{05}	8^{30}	4^{40}	5^{25}	?
alle Staubgef. gekr.	4^{05}	4^{45}	5^{20}	5^{15}	6^{20}	8^{00}	3^{43}	4^{33}	6^{08}
5 „ aufrecht	3^{20}	4^{00}	5^{20}	2^{45}	4^{15}	6^{15}	2^{38}	3^{00}	3^{23}
alle „ „		nicht geprüft		1^{00}	2^{50}	3^{15}	0^{52}	1^{17}	2^{38}
Griffel spreiz. . .		„ „		?	1^{00}	1^{45}	0^{39}	1^{02}	1^{21}

Was zunächst den Einfluß der Erwärmung auf die Blüten in Laboratoriumsluft betrifft, so sieht man, daß die Blüten jeden Alters sich um so schneller entblättern, je höher (innerhalb der gezogenen Grenzen) die Temperatur ist. Die Zunahme der Entblätterungs-Geschwindigkeit scheint ungefähr van't Hoffs bekannter Regel zu entsprechen.

Auch in reiner Luft beeinflußt Zunahme der Temperatur die Blütendauer. Untersucht man die Blüten gleich nach der Entblätterung, so zeigt sich, daß dieser Vorgang im Gegensatz zur Laboratoriumsluft erst dann einzutreten pflegt, wenn die Staubgefäße sich sämtlich aufgerichtet und die Griffel begonnen haben, ein wenig zu spreizen. Die Petalen fallen bei allen diesen Versuchen, vielleicht abgesehen von den ältesten Blüten bei den höchsten Temperaturen, überhaupt nicht oder kaum vorzeitig. Nachdem ich gefunden, daß

auch höherer Kohlensäuregehalt der Luft die Petalen vorzeitig zu Falle bringen kann, habe ich die Versuche oftmals noch so wiederholt, daß ich nur eine Gruppe von 10 bis 12 Blüten in den Wärmekasten brachte und daß ich damit eine zweite gleich alter Blüten verglich, die sich bei gleich hoher Temperatur im Viktoriahaus des Gartens befanden[1]). Alle Gruppen jüngerer Blüten bis zu solchen mit 6—7 aufrechten Staubgefäßen entblätterten sich nun freilich in beiden Versuchsräumen meist mehrere Stunden später als in obigen Versuchen, aber ebenfalls ehe die Griffel völlig spreizten. Die Beschaffenheit der Griffel berechtigt aber nicht zur Annahme, daß die Petalen immer noch ein wenig vorzeitig fallen: In so hohen Temperaturen nämlich bewegen sich die Griffel, auch bei kastrierten Blüten, überhaupt nicht mehr völlig auseinander.

So läßt sich also aus den mitgeteilten Protokollen sagen:

1. Erwärmung der Blüten in reiner Luft verkürzt den ganzen Blühvorgang und zwar bei älteren Blüten (mit spreiz. Griffeln oder allen Staubgefäßen aufrecht) bis zu 40 ^{0}, bei jüngeren bis zu etwa 30—32 ^{0} (vielleicht noch wenig bis 34 ^{0}).

2. Erwärmung jüngerer Blüten aber auf 37 ^{0} oder auf 39—40 ^{0} verspätet oder verhindert bei der Mehrzahl oder bei allen die Entblätterung, offenbar weil schließlich Wärmestarre eintritt.

3. Die Starre dürfte bei solchen Temperaturen aber erst sehr spät, nach mehr als 4—5 Stunden sich geltend machen, da Blüten gleichen Alters in gleich hoch erwärmter Laboratoriumsluft noch sämtlich sich in dieser Zeit entblättern.

4. Vergleicht man die Entblätterungszeiten für 39—40 ^{0} in reiner und Laboratoriumsluft bei den Blütengruppen, deren Petalen überhaupt noch fallen, so ergibt sich, daß hier die Temperatur und nicht mehr die Laboratoriumsluft die Fallgeschwindigkeit beherrscht.

5. Alle mitgeteilten Versuche fanden nicht in dampfgesättigtem Raume statt. Mit Rücksicht auf das Weitere ist es aber wichtig, ausdrücklich hervorzuheben, daß nach sehr zahlreichen (30) Parallelversuchen in nicht dampfgesättigten und in dampfgesättigten Räumen bei verschiedenen Temperaturen der Wassergehalt der Luft die Ergebnisse unbeeinflußt läßt.

Im Gegensatze zu diesen Beobachtungen ist es nun höchst auffallend, wie rapid, und zwar vorzeitig, die Petalen der Blüten bei Erwärmung auf über 40 ^{0} fallen. Solche Versuche im dampf-

1) Dieses Haus erwärmt sich bei sonnigem Sommerwetter auf über 40 ^{0}!

gesättigten Glockenraum des Eimerthermostaten habe ich etwa 225 mit gegen 2700 Blüten jeden Alters gemacht. Zu jedem Versuche dienten 12 Blüten.

Es scheint mir ausreichend, nach den Protokollen die erhaltenen Mittelwerte mitzuteilen, zusammen mit den entsprechenden Zahlen für 35—40°, ebenfalls nach zahlreichen Versuchen.

	35—36°	37—38°	39—40°	41—43°	44—46°	47—49°	49—51°
I. Blüten m. spreiz. Griffel	11—60	8—30	4—6	< 3	$< 2^1/_2$	?	0 ?
II. „ alle Stbgef. aufr.	30—85	30—60	5—30	3—4	3	3	4—5
III. „ 8 „ „		38—39°	38—39°	5	45—46° 4	—	—
IV. „ 5 „ „	$4^1/_2$—8 St.	—	—	5—6	4	—	—
V. „ alle „ gesenkt	6—mehr als 9 St.		—	7—10	6—10	—	—
VI. halb geöffnete Knospen		— (vereinz.)		nur vereinzelte	10—20 vereinz.		

Zum Verständnis der Tabelle diene Folgendes: In jedem Versuche wurde bestimmt, wann die ersten, wann mehr als die Hälfte und wann die letzten Blüten sich entblätterten. Die Zeiten für mehr als die Hälfte wurden zur Berechnung der mitgeteilten Mittelwerte verwendet[1]).

Diese Werte sind, wo nichts anderes vermerkt, in Minuten angegeben. Die Außentemperaturen betrugen bei allen Versuchen zwischen 18 und 24°.

Aus dieser Tabelle geht hervor:

1. Die Blüten entblättern sich erst dann vorzeitig, wenn man sie in eine Temperatur über 40° bringt. Von dieser Regel machen nur, scheint's, eine Ausnahme die ältesten Blüten: So entblättern sich von denen mit aufrechten Staubgefäßen manche, wohl die

1) Ich hätte die Berechnung natürlich auch anders vornehmen können, vielleicht mehr zur Befriedigung mathematisch denkender Köpfe. Bei einigem Nachsinnen sieht man aber leicht ein, daß bei den mancherlei Fehlerquellen (Inkonstanz der Außentemperaturen, der Belichtung, des Vorlebens der Blüten, der Lebensdauer selbst der in einer Gruppe vereinigten Blüten) und der hierdurch sowie durch Verschiedenheiten im Reaktionsvermögen bedingten Variationen der Reaktionszeiten und ihrer Mittelwerte „schönere" Zahlen nicht erzielt worden wären. Man fängt, scheint mir, an, gelegentlich außer acht zu lassen, daß die Genauigkeit der Berechnungsmethoden doch immer in richtigem Verhältnis zur Feinheit der Versuchs- und Meßmethodik stehen muß. Was würde man dazu sagen, wenn die Hausfrau auf dem Wochenmarkte beim Überschlag des mittleren Preises einer Ware die feinsten Berechnungsmethoden der Statistik anwenden würde! Auch ist ein Hinweis darauf heute wohl kaum unnötig, daß die Zahlen meiner Tabelle zu künftigen Berechnungen von physiologischen Gesetzmäßigkeiten noch ganz ungeeignet sind.

ältesten, schon in 38—40 ° vorzeitig; von denen mit spreizenden Griffeln, wie man nach der Reaktionsgeschwindigkeit wohl wird annehmen dürfen, alle vorzeitig bei 39—40 °, einige auch schon bei 37—38 °.

2. Besonderes Interesse bieten die Blüten mittleren Alters, z. B. mit 5 aufrechten Staubgefäßen: bei 35—36 ° Beschleunigung des ganzen Blühvorganges, bei 38—39 ° Starre, bei 41—43 ° aber vorzeitige Entblätterung bereits nach 5—6, bei 44—46 ° nach 4 Minuten, bei 47—49 ° wieder Starre. Man sieht hier deutlich: nur in einer Temperatur von 41—47 °, bei älteren Blüten mit aufrechten Staubgefäßen von 40—50 °, fallen die Petalen vorzeitig.

3. Die Blüten jeden Lebensalters entblättern sich am schnellsten bei 44—46 °; die Reaktionszeit kann hier bis unter 2½ Minuten herabgedrückt werden. Das sind aber Temperaturen, die bei längerer Dauer, wie ich früher zeigte (S. 211), Starre, und wie wir nach sonstigen Erfahrungen annehmen dürfen, eine Schädigung der Versuchsobjekte zur Folge haben würden.

4. Wie bei der Einwirkung der CO_2 oder des Leuchtgases sind die Reaktionszeiten bei verschieden alten Blüten verschieden: je jünger die Blüten, um so länger sind diese Zeiten. Halb offene Knospen entblättern sich bei keiner Temperatur vorzeitig, von verhältnismäßig wenigen Exemplaren abgesehen. Auch bei den Blüten mit gesenkten Staubgefäßen gibt es solche, die nicht reagieren.

5. Beachtenswert sind auch die Ergebnisse bei Temperaturen über 47 °: Jüngere Blüten fallen bei solchen Temperaturen in der Regel nicht mehr, wohl aber noch die älteren mit aufrechten Staubgefäßen. Es tritt also offenbar in solcher Wärme sehr schnell Starre ein, die nur noch den schneller reagierenden älteren Blüten die Entblätterung erlaubt. In 49—51 ° scheinen aber selbst bei diesen Blüten die die Starre bewirkenden Veränderungen vielleicht schon den Ablauf der Entblätterungsreaktion störend zu beeinflussen. In der Regel war nämlich alsdann die Reaktionszeit etwas größer (4—5 Min.) als in 44—47 °. Häufig blieb auch jede Reaktion aus.

Daß es tatsächlich die Wärmestarre ist, welche die Reaktion jüngerer Blüten bei ca. 47 ° hindert, werde ich in einem späteren Abschnitte zeigen. —

Auf die Reaktionsgeschwindigkeit hat nun aber der Feuchtigkeitsgehalt des Versuchsraumes großen Einfluß. Bisher wurde bei Dampfsättigung gearbeitet. In trockener Wärme macht sich eine

auffallende Verspätung der Reaktion geltend. Dafür nur einige Beispiele.

Versuch 34.

Geranium pyrenaicum. 4. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

Blüten mit aufrechten Staubgefäßen.

a) 10 Blüten in feuchter Luft, 41—42°:

3 Min.	4 Min.	5 Min.
2	+ 6	+ 2

b) 12 Blüten im Wärmezinkkasten, Luft trocken, 41—42°:

8 Min.	11 Min.	21 Min.	31 Min.	41 Min.
1	+ 2	+ 5	+ 2	+ 2

c) 8 Blüten ebenso wie b, 40,5—42°:

4 Min.	8 Min.
1	+ 4

Versuch 35.

4. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

Blüten mit 5 aufrechten Staubgefäßen.

a) 10 Blüten in feuchtem Raum, 45°:

4 Min.	5 Min.
6	+ 4

b) 10 Blüten in trocknem Raum, 45°:

5 Min.	10 Min.	15 Min.	22 Min.
0	+ 1	+ 0	+ 0

c) 10 Blüten in etwas weniger trockner Luft, 45°:

3 Min.	1 Min.	6 Min.	9 Min.
0	+ 0	+ 5	+ 4

d) 10 Blüten in dampfgesättigtem Raum wie bei a, 46°:

4 Min.
10

Versuch 36.

5. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

10 Blüten, Griffel nicht spreizend, alle Staubgefäße aufrecht.

a) 10 Blüten in verhältnismäßig trockner Luft, 45°:

4 Min.	6 Min.	9 Min.
0	+ 0	+ 7

b) 10 Blüten in sehr feuchtem Raum, 45°:

3 Min.	4 Min.
8	+ 2

c) 10 Blüten wie a, 45°:

3 Min.	4 Min.	10 Min.	20 Min.	30 Min.
0	+ 3	+ 2	+ 0	+ 2

d) 10 Blüten wie b, 45°:

3 Min.	4 Min.
9	+ 1

e) 10 Blüten im Laboratoriums-Wärmeschrank in zieml. trockner Luft, 45°:

3 Min.	4 Min.	7 Min.
0	+ 0	+ 7

f) 10 Blüten im Laboratoriums-Wärmeschrank, aber in feuchtem Raum:

4 Min.
10

Versuch 37.

5. VIII. 1909. Lufttemp. 17°.

5 aufrechte Staubgefäße.

a) 6 Blüten in dem Laboratoriums-Wärmeschrank, aber in feuchtem Raum, 45°:

5 Min.
6

b) 6 Blüten in feuchtem Raum ohne Laboratoriumsluft, 45°:

5 Min.
6

c) 6 Blüten in ziemlich trockner Luft, 44—45°:

5 Min.	8 Min.	10 Min.	15 Min.
0	+ 2	+ 2	+ 0

Dampfgesättigte Luft beschleunigt also die vorzeitige Entblätterung bedeutend. Ja in verhältnismäßig trockener Luft fallen nicht immer die Petalen aller Blüten, namentlich bei 44—46°. Ich vermute, daß dieses Ausbleiben der Reaktion Folge der längeren Reaktionszeit in trockener Luft ist in Verbindung mit der zunehmenden Starre.

Wodurch es bedingt wird, daß die Reaktionszeit so auffällig von dem Wassergehalt der Luft abhängt, kann ich nicht sicher sagen. Soviel scheint mir jedenfalls aus den eben mitgeteilten Versuchen hervorzugehen, daß die Luftfeuchtigkeit nur ein die Entblätterung begünstigender, aber nicht der veranlassende Faktor ist: auch in der trockenen Luft besteht ja die Tendenz zum Fall der Petalen, wenn die Wärme genügend groß ist.

Freilich habe ich die Frage noch nicht klargelegt, ob nicht trotz aller Vorsichtsmaßregeln doch Spuren von Laboratoriumsluft in den Wärmeversuchen der eigentlich wirksame Faktor sind. Gegen diese Annahme sprechen aber schon die letzten Versuche. Bei ihnen entblätterten sich die Blüten *ceteris paribus* in Laboratoriumsluft ebenso schnell wie in reiner Luft. Am schlagendsten beweisen aber den ausschließlichen Einfluß der Wärme Entblätterungsversuche in angewärmtem Wasser, die ich weit entfernt von allen Gasleitungen anstellen konnte. Diese Methode hat zudem den Vorteil, daß die Temperatur viel konstanter gehalten werden kann als in Luft.

Denn bei jeder Öffnung des Luftraums ist ein kleiner Temperaturfall unausbleiblich.

Die Ergebnisse der Versuche lassen sich in eine Tabelle zusammenfassen. Die Temperatur betrug in allen 44—45°. Die erste Zahlenreihe gibt immer die Zeit in Sekunden vom Versuchsbeginn, die zweite die Zahl der entblätterten Blüten. Die Gesamtzahl der letzteren beträgt 629. Alle Versuche fanden im Mai und Juni 1910 statt.

I. Blüten mit spreiz. Griffeln. 58 Blüten.

30	60	75	90	105	120	135	150	165	Sek.
5	7	5	8	11	13	6	2	1	

II. Alle Staubgefäße aufrecht. 129 Blüten.

75	90	105	120	135	150	165	180	195	210	225	240	Sek.
1	10	6	31	19	22	15	14	6	2	1	2	

III. 8 Staubgefäße aufrecht. 55 Blüten.

120	135	150	165	180	195	210	265	300	Sek.
8	16	15	6	3	3	2	1	1	

IV. 5 Staubgefäße aufrecht. 322 Blüten.

60	90	120	135	150	165	180	195	210	225	240	255	270	285	300	315	330	360	390	Sek.
1	1	10	9	41	44	59	46	38	17	15	16	6	5	5	2	2	1	1	

3 nicht entblättert.

V. 2—3 Staubgefäße aufrecht. 20 Blüten.

180	195	210	240	255	270	300	330	Sek.
2	1	5	4	1	1	3	2	

1 nicht entblättert.

VI. Alle Staubgefäße gesenkt. 45 Blüten.

150	180	210	240	270	285	300	315	330	345	360	375	390	405	450	Sek.
2	4	4	3	7	1	6	1	3	3	3	1	1	1	1	

4 nicht entblättert.

Die Hauptmengen der Blüten entblätterten sich

in Gruppe	I	zwischen	75	und	135	Sek.
„ „	II	„	105	„	180	„
„ „	III	„	120	„	150	„
„ „	IV	„	135	„	255	„
„ „	V	„	195	„	240	„
„ „	IV	„	210	„	315	„

Im Wasser entblättern sich die Blüten also noch ein wenig schneller als in gleich warmer, dampfgesättigter Luft.

Auch die Temperaturen zwischen 47 und 50° habe ich noch geprüft:

A. Alle Staubgefäße aufrecht.

1. 47,5—48°. 24 Blüten:

90	105	120	135	150	165	180	195	220	240	Sek.
1	1	1	3	5	4	2	3	1	1	Sa. 22, nicht 2.

2. 48—48,5°. 33 Blüten:

90	105	120	135	150	165	180	195	210	225	245	270	315	360	Sek.
1	1	4	3	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	Sa. 21, nicht 12.

3. 48,6—49°. 25 Blüten:

120	150	160	170	180	195	210	240	Sek.
1	1	1	2	1	1	1	2	Sa. 10, nicht 15.

4. 49,1—49,5°. 15 Blüten:

90	120	195	Sek.
1	1	1	Sa. 3, nicht 12.

B. 5 Staubgefäße aufrecht.

1. 46—47°. 15 Blüten:

165	195	210	225	240	265	285	315	Sek.
1	1	2	2	3	1	1	2	Sa. 13, nicht 2.

2. 47,1—47,5°. 14 Blüten:

120	135	150	165	180	210	300	315	330	Sek.
1	1	1	1	1	2	1	1	1	Sa. 10, nicht 4.

3. 47,6—48°. 20 Blüten:

180	270	Sek.
1	1	Sa. 2, nicht 18.

Also auch in Wasser tritt die Starre etwas früher bei jüngeren als bei älteren Blüten ein.

Endlich habe ich durch solche Versuche noch sicherzustellen gesucht, ob bei Temperaturen in der Nähe der Starre wirklich die Reaktionszeit wieder, wenn auch wenig, verlängert wird (vgl. S. 213). Ich begnüge mich, die Zahlen für Blüten mit aufrechten Staubgefäßen anzugeben.

1. 44—45°. 58 Blüten:

75	90	105	120	135	150	165	180	240	Sek.
1	7	5	24	10	6	2	2	1	

2. 48—49,5°. 100 Blüten:

90	105	120	135	150	165	180	195	210	225	240	270	315	360	Sek.
3	2	7	7	8	7	6	5	3	2	4	1	1	1	

nicht gefallen 43.

Vergleicht man diese Zahlen mit den vorher für 44—45° mitgeteilten, so sieht man keinen deutlichen Unterschied. Sonach läge also das Optimum der Entblätterungsgeschwindigkeit dem Maximum äußerst nahe oder fiele gar mit ihm zusammen.

Mit allen diesen Versuchen scheint mir exakt bewiesen, daß tatsächlich die Erwärmung es ist, welche die vorzeitige Entblätterung veranlaßt.

Versuche mit anderen Formen.

Natürlich habe ich mich auch hier wieder mit rohen Orientierungsversuchen begnügt. Als Versuchsraum diente stets ein dampfgesättigter Raum bei 40—45°. Hauptergebnis dieser Versuche ist: Der Einfluß der Wärme ist weit verbreitet. Es gibt Formen, bei denen die Entblätterung noch viel rascher, geradezu verblüffend schnell eintritt.

Die untersuchten Geranien lassen sich in folgende Gruppen bringen:

I. Wärme ohne Einfluß.

1. *G. nodosum*, 2. *G. macrorhizum*, 3 *G. ibericum*, 4. *G. Robertianum*, 5. *G. cristatum*. Selbst alte Blüten werden kürzere Zeit nach Erwärmung nicht entblättert.

II. Wärme entblättert nur die Blüten mit spreizenden Griffeln:

1. *G. pratense*. Reaktionszeit bei 44—45° 4—15 Min.
2. *G. maculatum*. Reaktionszeit bei 44—45° 5—10 Min.

III. Wärme entblättert auch die Blüten, die kurz vor dem Spreizen der Griffel stehen:

1. *G. molle*. Reaktionszeit bei 44—45° 4—15 Min.
2. *G. phaeum*. Ebenso.
3. *G. dissectum*. Reaktionszeit bei 44—45° 3—4 Min. für Blüten mit spreiz. Griffeln.

IV. Wie *pyrenaicum* verhalten sich:

1. *G. sanguineum*. Reaktionszeit aber viel länger. Für Blüten mit spreiz. Griffeln ca. 5—10 Min. bei 42—43°.
2. *G. aconitifolium*. Ähnlich wie vorige.
3. *G. pusillum*. Wie vorige. Reaktionszeit für ältere Blüten bei 43—45° 4—10 Min., für jüngere 5—25 Min. Blüten, deren Antheren noch geschlossen sind, entblättern sich nicht.

Hervorragende Versuchsobjekte sind Arten der Gattung *Erodium*:

Erodium Manescavi-Blüten mit empfängnisfähigen Griffeln entblättern sich bei 41—43° meist in 1—4 Min. Von jüngeren Blüten mit noch nicht spreizenden Griffeln entblättert sich wenigstens ein Teil, wohl die älteren nach 5—12 Min.

E. moschatum. Ähnlich wie vorige Art.

E. gruinum und *Botrys*. Reaktionszeit bei 42—44° nur $1^1/_2$—3 Min!

Bei anderen Familien habe ich folgende Beobachtungen gemacht:

Linum perenne und *usitatissimum* entblättern sich rapid bei Erwärmung auf 43—44°, je nach Alter verschieden schnell; ältere schon nach 30 Sek. bis $1^1/_2$ Min., jüngere nach 2—6 Min. Einige der letzteren lassen die Petalen nicht fallen. Doch entblättern sich auch Blüten, die eben erst aufgeblüht sind.

Linum alpinum. Reaktionszeit etwas länger als bei vorigen. Bei älteren Blüten ist sie in 42—44° 4—8 Min.

Linum flavum reagiert nicht.

Helianthemum vulgare. Reaktionszeit, auch bei jungen erst erblühten Blüten in 43—46° $1^{1}/_{2}$—7 Min.

Borago officinalis. Blüten proterandrisch. Sowohl unter den jüngeren wie unter den älteren gibt es Blüten, die geradezu verblüffend schnell nach Erwärmung auf 42—43° fallen. Reaktionszeit 25 Sek. bis 10 Min., und zwar bei Blüten mit empfängnisfähigen Griffeln 25 Sek. bis 3 Min., bei jüngeren 35 Sek. bis 10 Min. Ganz junge Blüten sind, scheint's, meist noch nicht reaktionsfähig.

Verbascum thapsiforme und *Lychnitis* ebenfalls äußerst reaktionstüchtig. Man muß freilich die aus dem nächsten Abschnitte sich ergebenden Vorsichtsmaßregeln anwenden. Im ersten Blühstadium sind die unteren Staubgefäße ausgestreckt, im zweiten nach aufwärts gekrümmt. Reaktionszeiten bei allen 1—4 Min. in 42—43°. Auch Blüten im 1. Blühstadium habe ich schon nach 2 Min. fallen sehen. Nur ganz junge, eben erst aufgeblühte Blüten reagieren nicht.

Ähnlich den vorigen scheint sich *V. nigrum* zu verhalten.

Veronica chamaedrys. Ganz junge Blüten reagieren nicht. Die übrigen (auch einige solche mit noch geschlossenen Staubgefäßen) lassen bei 42—48° die Kronen fallen nach 30 Sek. bis 3 Min.

V. gentianoides. Ähnlich voriger, doch Reaktionszeiten etwas länger.

V. Teucrium. Nur die dem Abfallen nahen Kronen lösen sich nach 5—6 Min.

Antirrhinum majus. Während ich im Garten die Kronen erst fallen sah, nachdem sie an der Spitze gewelkt sind, fallen die ältesten, noch ganz frischen Kronen bei 42 bis 44° nach 3—6 Min. Jüngere Kronen fallen dagegen nicht.

Ohne deutlichen Einfluß fand ich die Wärme bei *Chelidonium majus, Pelargonium zonale, Potentilla opaca, Ranunculus bulbosus, Cardamine pratensis, Paulownia imperialis, Rosa sp., Veronica multifida, Scrophularia vernalis, Papaver apulum, P. Rhoeas, somniferum, Philadelphus coronarius;* einen ganz geringen vielleicht bei *Papaver pilosum* und *Anagallis arvensis.*

Die Entblätterungsreaktion auf Erwärmung ist also bei Blüten ganz verschiedener Familien vorhanden, bei Choripetalen wie Sympetalen. Wie gegenüber Kohlensäure sind die Reaktionszeiten in vielen Fällen verschwindend klein: 25—60 Sekunden bei *Linum*-Arten, *Borago officinalis, Verbascum*-Arten, *Veronica chamaedrys.* Aber auch bei anderen Formen, z. B. bei *Erodium gruinum* und *Botrys,* sind sie merkwürdig kurz. —

Bei *Geranium pyrenaicum* waren erst Temperaturen über 40° wirksam. Gilt das auch für die anderen Formen? Die Frage schien wichtig genug, um wenigstens orientierende Versuche, und zwar in warmem Wasser, bei einigen anderen Arten anzustellen. *Erodium moschatum* scheint wie das *Geranium* zu reagieren. Anders verhielt sich dagegen schon *Erodium Manescavi.* Beispiel:

Versuch 38.

Erodium Manescavi. Luft 16°. 15. IX. 1910.

37,8—38°	10 Sek.	2^{00}	2^{20}	2^{30} Min.
	1	2*)	1	1
35,5—36°	15 Sek.	1^{30}	2^{10}	2^{40} Min.
	1	1	1	1

Alle Blüten hatten spreizende Griffel; nur eine *) mit noch nicht spreizenden.

Ähnlich steht's mit *Linum:*

Versuch 39.

Linum perenne. Luft 16°. 15./16. IX. 1910.

Die Versuche wurden an kühlen, nebligen Septembertagen, morgens zwischen $8^1/_2$ und 10 Uhr angestellt. Die Blüten waren in der Frühe erst aufgeblüht. Es ist für jede Einzelblüte angegeben, nach welchen Zeiten sie sich entblätterten.

42—43° 30 35 50 55 Sek.

37—37,5° 15 Sek. 1^{20} 2^{30} 3^{20} 3^{35} 5^{00} Min.

2 Blüten nicht nach 12 Min. entblättert, ganz jung.

36—37° 18 Sek. 1^{20} 1^{25} 1^{35} 2^{00} 2^{45} 3^{10} 3^{20} 3^{30} 3^{40} Min.

35—36° 1^{20} 1^{30} 1^{38} 1^{55} 2^{00} 2^{15} 2^{20} 2^{30} 2^{45} 3^{10} 3^{55} 4^{50} 7^{30} Min.

1 nicht nach 8 Min.

33—34° 2^{00} 2^{40} 10^{30} Min.

2 nicht nach 15 Min.

5 Blüten, die in Wasser von Zimmertemperatur (17°) während 30 Min. gebracht wurden, entblätterten sich nicht, wohl aber danach in 36°. Auch bei *Borago* ist, scheint's, bei einigen Blüten wenigstens, Erwärmung auf 35° wirksam.

Diese Versuche lassen ersehen, daß schon eine Erwärmung auf 33—34° genügt, um bei manchen Formen vorzeitige Entblätterung zu veranlassen.

Abschnitt IV. Vorzeitige Entblätterung infolge von Erschütterungsreizen.

Alle meine bisherigen Mitteilungen machen es schon sehr wahrscheinlich, daß die vorzeitige Entblätterung der Blüten nichts anderes ist als ein typischer Lebens- und im besonderen ein Reizvorgang. Exaktere Beweise dafür werde ich in dem Abschnitte VII beibringen. Zuvor aber möchte ich zeigen, daß es vielleicht noch interessantere Anlässe gibt, die den Vorgang ebenfalls auslösen.

Schon während meiner ersten Wärmeversuche mit *Geranium* fiel mir eine sehr merkwürdige Literaturangabe ein, die durch meine Versuche in neuem Lichte erschien. Charles Darwin berichtet nämlich in seinen „Different forms of flowers" 1877 S. 78

über folgende Beobachtungen: „It is known that many species of *Verbascum*, when the stem is jarred or struck by a stick, cast off their flowers. This occurs with *V. thapsus*, as I have repeatedly observed. The corolla first separates from its attachment, and then the sepals spontaneously bend inwards . . . pushing off the corolla by their movement . . . Nothing of this kind takes place with young barely expanded flowers. . . . I observed, to my surprise, that when I pulled off the flower-buds round the flowers which I wished to mark with a thread, the slight jar invariably caused the corollas to fall off.“ Warum die Blütenknospen nach Erschütterungen fallen, darüber äußert sich Darwin nicht. Am nächsten liegt nach dieser Beschreibung zweifellos der Gedanke, daß während des Blühens die das Abfallen der Krone vermittelnde Trennungsschichte so weit ausgebildet wird, daß durch eine geringe Erschütterung rein mechanisch die letzten Verbindungen zwischen Krone und Blütenachse sich lösen. So habe ich mir die Beobachtung früher zurechtgelegt; denn eine Behauptung Martellis, der diese Frage zum Gegenstande einer besonderen Arbeit (1893) gemacht hat, ist mir immer, weil nicht genügend begründet, höchst unwahrscheinlich gewesen: die Krone werde durch einen Reizvorgang im Kelche, und zwar durch eine den Stoßreizreaktionen bei Mimosa-Blättern entsprechende Schließbewegung der Kelchzähne, vom Blütenboden passiv abgerissen.

Die Sache liegt nun aber überhaupt ganz anders. Im Sommer 1909 habe ich mich bei verschiedenen *Verbascum*-Arten zunächst davon überzeugt, daß tatsächlich die Kronen älterer Blüten nach Erschütterung der Sprosse fallen. Daran war ja nach den bestimmten vorliegenden Angaben auch gar nicht zu zweifeln. Entscheidend für die Deutung dieses Vorganges wurden aber abgesehen von meinen *Geranium*-Versuchen bei genauerer Untersuchung folgende zwei Beobachtungen:

1. Erschüttert man, ähnlich wie Darwin es angibt, Blütensprosse z. B. von *Verbascum thapsiforme* oder *V. Lychnitis* an schönen, warmen Sommertagen vormittags oder nachmittags, so fallen zahllose Kronen, aber stets erst nach 45 Sekunden bis 5 Minuten, die meisten nach etwa 1—3 Minuten. Und zwar erfolgt der Fall

---

1) „This was first observed by Correa de Serra: see Sir J. E. Smith's English Flora 1824, vol. I, p. 311; also Life of Sir J. E. Smith vol. II, p. 210. I was guided to these references by the Rev. W. A. Leigthon, who observed this same phenomenon with V. virgatum“.

vorzeitig, nämlich nicht bloß bei den ältesten Blüten mit aufwärts gekrümmten unteren Staubgefäßen, sondern auch bei vielen jüngeren, bei denen die unteren Staubgefäße noch gerade gestreckt sind. Ganz junge, aber erst erblühte Blüten bleiben dagegen, wenigstens bei *V. thapsiforme*, unbeeinflußt. Besonders bei *V. Lychnitis* fallen die Kronen auch bei sehr vielen, fast allen jüngeren Blüten, während bei *V. thapsiforme* die Reaktionsbefähigung erst im zweiten Blühstadium ganz allgemein zu werden scheint. Auch gegen geringere Erschütterungen der Sprosse sind diese Blüten so empfindlich, daß man die Sprosse schon recht behutsam abschneiden und tragen muß, um nicht die meisten Blumen zu verlieren[1]).

Diese Beobachtungen beweisen, daß der Fall der Kronen nicht eine rein mechanische, direkte Folge der Erschütterungen sein kann. Man könnte ja meinen, die Krone löse sich sofort bei der Erschütterung von der Blütenachse, falle aber aus dem Kelche erst später heraus. Davon kann aber keine Rede sein. Betrachtet man die Blüten genau, so sieht man, daß die Abtrennung erst nach den angegebenen Zeiten ruckartig erfolgt, worauf die Krone schnell abfällt.

2. Mit dem Abfallen der Krone ist meist eine Schließbewegung der Kelchzähne verbunden. Häufig aber ist der Kelch noch offen, wenn die Krone fällt, um sich erst danach ganz langsam zu schließen. Daß dieser plötzliche oder langsamere Vorgang nicht erst durch die Erschütterung veranlaßt wird, sondern eine Folge bestehender Spannungen ist, sieht man, wenn man Blütenkronen gewaltsam aus dem Kelche herausreißt: meist im gleichen Momente schließt sich der Kelch. Die Schließbewegung des Kelches ist also eine Folge, nicht eine Ursache der Ablösung der Krone, wie Darwin ganz richtig schon gesehen hat. Ich werde bei Besprechung der Entblätterungsmechanik diese Auffassung noch exakt beweisen. Dabei

1) Die hohe Empfindlichkeit gegen Stoßreize machte also eine besondere Vorbereitung desjenigen Materials nötig, das zu den Wärme- und Kohlensäureversuchen dienen sollte. Da die an abgeschnittenen Sproßstücken neu aufblühenden Blüten folgenden Tags an Empfindlichkeit und Reaktionsvermögen noch nichts verloren hatten, so verwendete ich hauptsächlich diese sowie die bei Zubereitung des Materials erhalten gebliebenen Blüten. Natürlich muß man die Blüten vor Erschütterungen schützen und sie so behutsam wie möglich in den Warm- oder CO_2-Raum bringen. Besondere, oft wiederholte Kontrollversuche verschiedener Art bewiesen, daß alsdann keine Blüten ohne CO_2- oder Wärmeeinfluß fallen. Besonders beweisend waren folgende Versuche: Blüten, die selbst nach heftigster Erschütterung nicht „vergingen“, ließen danach, in 42—44° oder CO_2 gebracht, ihre Kronen nach der üblichen Zeit fallen (2—5 Min.).

wird sich dann zeigen, daß die Entblätterung von *Geranium* und die Kronenablösung bei *Verbascum* wesensgleich, und zwar in der Krone durch Zellenaktivität, zustandekommen.

Findet man auch diese Art der Entblätterung noch bei anderen Pflanzen? Bei den Blüten von *Geranium pyrenaicum* ist sie mir ebensowenig wie bei einem anderen *Geranium* vorgekommen, ebensowenig bei den übrigen, für andere Versuche verwendeten Gattungen mit ganz wenigen Ausnahmen. Eine solche, bei der die Erscheinung kaum weniger auffällig ist wie bei *Verbascum*, ist mir in *Veronica chamaedrys* bekannt geworden. Diese Pflanze läßt an warmen Frühlingstagen die Blüten wenige Minuten nach kräftigen Erschütterungen der Sprosse regenartig fallen und zwar nicht nur die ältesten, sondern auch jüngere, bei denen die Antheren erst sich geöffnet haben oder noch geschlossen sind. Freilich bleibt von den jüngeren Blüten auch eine ganze Menge unbeeinflußt. Die Reaktionszeiten schwanken zwischen 30 Sek. und 6 Minuten, für die Mehrzahl zwischen $^3/_4$ und 3 Minuten. An kalten Morgen nach ebensolchen Nächten bleibt die Reaktion aus. Am wirksamsten ist die Erschütterung bei Blütensprossen, die längere Zeit bei 30—32 ^{0} in Thermostaten gestanden haben. Der Kelch macht nach dem Abfallen der Krone wie bei *Verbascum* eine ziemlich plötzliche Schließbewegung.

Empfindlich gegen Erschütterung sind nach meinen Beobachtungen auch *Veronica gentianoides*, *crassifolia* (des Straßburger Gartens), und scheinbar auch *V. latifolia*, nicht oder fast nicht dagegen *V. multifida* und *spicata*.

Die Gattung *Erodium* wäre noch genauer auf Stoßreizbarkeit zu prüfen; vielleicht sind wenigstens einige Blüten von *Erodium moschatum* und einige der alleräItesten von *E. Manescavi* mit diesem Reaktionsvermögen ausgestattet.

Auch einige Blüten von *Borago* scheinen empfindlich zu sein. Doch bedarf das erst genauerer kritischer Untersuchungen.

Ein hervorragendes Versuchsobjekt sind ferner manche Arten der Gattung *Cistus*. Auf sie wurde ich bei der Durchsicht der blütenbiologischen Literatur aufmerksam durch eine kleine Mitteilung von Devaux (1902) über eine veranlaßte Bewegung bei den Blüten von *Cistus salviaefolius*: „En touchant les pétales, ou en soufflant un peu fortement sur eux, on voyait le mouvement se produire chez la plupart des fleurs de Ciste qui se présentait dans un épanouissement complet, mais sans étalement horizontal

de la corolle." Die Blütenkrone und der Kelch mache nämlich nun eine Schließbewegung, bis sich die Petalen zur Hälfte einwärts bewegt hätten. Ist sie beendigt, so ist die Krone nicht mehr fest: „les pétales se détachent au moindre souffle; si bien qu'il semble probable que le mouvement observé a été accompagné de la rupture de leur partie basilaire." „On peut, dès lors, se demander si ce n'est pas la rupture elle-même qui a déterminé le mouvement." Der Autor ist nicht in der Lage gewesen, diese Fragen weiter zu untersuchen, da es ihm in Bordeaux bei den verschiedensten kultivierten *Cistus*-Arten nicht gelang, ähnliche Beobachtungen zu machen wie an *Cistus salviaefolius* in Spanien. Er hält es für möglich, ja wahrscheinlich, daß die Loslösung der Petalen nur „un phénomène purement mécanique" sei. Übrigens seien nicht sämtliche Blüten von dieser „chute de la corolle . . . qui fait le désespoir des botanistes herborisants" betroffen.

Meine *Verbascum*-Versuche erweckten sofort den Verdacht in mir, daß es sich hier wie dort um eine Entblätterung durch Erschütterungsreiz handele. Ich hatte im Frühjahr 1910 bei einer Studienreise in die algerische Sahara Gelegenheit, sowohl bei *Cistus salviaefolius* wie auch bei *C. monspeliensis* in der Umgebung von Alger einige orientierende Beobachtungen darüber zu machen. Gerade wie bei *Verbascum* entblätterten sich bei beiden Arten ältere Blüten 1—3 Minuten nach einer Erschütterung. Der Ablösung der Petalen folgt sofort oder allmählich eine Schließbewegung des Kelches. Alles spricht also dafür, daß die Entblätterung genau so wie bei *Verbascum* usw. ein eigentlicher Lebens-, ein Reizvorgang ist.

Abschnitt V.
Vorzeitige schnelle Entblätterung durch die Bestäubung.

In den Handbüchern und manchen Monographieen aus der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts findet man in ganz allgemeiner Fassung nicht selten die Angabe, daß die Kronen bestäubter Blüten eher abfallen als die der unbestäubten. Am eingehendsten äußert sich darüber Gärtner in seinem Buche von 1844, dem überhaupt wichtigsten Werke über die Blühvorgänge bei den höheren Pflanzen. Nachdem er zunächst den Einfluß der Bestäubung auf die Narben und Griffel beschrieben, fährt er auf S. 373 so fort: „Bei vielen Gewächsen . . . erlangt die Corolle, während diese eben erzählten Veränderungen an der Narbe (und

manchen Griffeln) sich zutragen, meistens noch ihren höchsten Vigor, und bald nach kürzerer, bald längerer Zeit fängt dieselbe an . . . bei anderen aber unverdorben und frisch abzufallen; . . . dieses bei den Myrtaceen, Rosaceen, Geranieen, Scrophularineen, Asperifolien, Personaten, Solanaceen, mehreren Primulaceen und einem großen Teile anderer Gewächse". S. 374: „Bei *Potentilla* fallen die Petalen bei einigen Arten in 10, bei anderen in 24 Stunden nach der Bestäubung unverdorben ab: bei *Nicotiana*, *Aquilegia* und *Delphinium* in 3 bis 4 Tagen, und bei trüber Witterung erst in 5 bis 6 Tagen; bei *Fuchsia* und *Mimulus* in unserem Klima in 3 Tagen; bei *Canna indica* in 6 bis 7 Tagen usw.". S. 376: Der Verlauf dieser Erscheinungen lasse keinen Zweifel mehr übrig, „daß dieses . . . Abfallen der Corolle von dem Fruchtknoten ausgehe", S. 381: „daß der Anstoß, welcher in dem Ovarium oder in den einzelnen Eychen durch den Contact des Befruchtungsstoffes, oder den wirklichen Eintritt desselben durch die Micropyle erweckt wird, die Ursache aller der Veränderungen, nicht bloß im Ovarium, sondern auch in den übrigen Theilen der Blume ist". Auch in der neueren blütenbiologischen Literatur gibt es solche Angaben über den Einfluß der Bestäubung auf die Blütenentblätterung, z. B. für *Geranium pusillum* von A. Schulz (1902, S. 555). Wenn sonach auch nicht zu bezweifeln ist, daß, ebenso wie bei den Blüten mit welkenden Corollen, so auch bei denen mit frisch abfallenden gewiß vieler Gewächse die Bestäubung einen Einfluß auf die Blütendauer hat, so ist es mir doch, nebenbei bemerkt, nach orientierenden Beobachtungen recht zweifelhaft geworden, ob diese Verkürzung tatsächlich allgemein oder so weit verbreitet ist, wie es z. B. nach Gärtners Angaben scheinen könnte. Auf exakte Untersuchungen gründen sich nämlich die wenigsten der Literaturangaben [1]).

Diese Frage hier aufzurollen, liegt aber außerhalb meiner Absichten. Es war eine andere Fragestellung, die sich aus meinen Orchideenstudien und nach meinen bisherigen Untersuchungen über die Auslösung der Entblätterung aufdrängte. Nachdem ich dort hatte zeigen können, daß die Postfloration schon von der Narbe aus und zwar vom ungekeimten Pollen oder durch andere Anlässe auslösbar ist, und nachdem ich nun gefunden hatte, daß die Entblätterung schon nach wenigen Sekunden oder Minuten hervor-

1) Das gilt namentlich auch von denen Kerners (1891, S. 285 ff.) nach eigenen Nachuntersuchungen.

gerufen werden kann, schien die Frage von Interesse, ob es nicht vielleicht Formen gibt, wo dieser Vorgang auch durch die Bestäubung schon in sehr kurzer Zeit ausgelöst werden kann.

Gleich die ersten Versuche mit *Geranium pyrenaicum* hatten ein auffälliges Ergebnis.

Versuch 40.

Geranium pyrenaicum. 3. VIII. 1910. 24°.

a) 6 Blüten mit spreiz. Griffeln bestäubt: nach 1 Stunde alle entblättert. 6 entsprechende Kontrollblüten: nach 6 Stunden eine entblättert.

b) 7 Blüten ebenso, bestäubt, 24°. Es entblätterten sich nach

0^{55}	1^{05}	1^{15}	1^{35}	Std.
2	+ 3	+ 1	+ 1	Blüten.

7 entsprechende Kontrollblüten noch frisch nach 3 Std.

c) 10 Blüten, bei denen die Griffel angefangen haben zu spreizen, bestäubt. 21°.

0^{55}	1^{00}	1^{10}	1^{15}	Std.
3	+ 1	+ 5	+ 1	

10 Kontrollblüten nach 6 Std. noch frisch.

d) 14 Blüten, bei denen die Griffel noch kaum spreizen. 21°.

0^{50}	0^{55}	1^{00}	1^{10}	1^{20}	1^{40}	1^{45}	2^{25}	3^{00}	3^{30}	Std.
1	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1	+ 2	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	

Kontrollblüten wie bisher.

e) 10 Blüten, Griffel noch nicht spreizend, 8—10 Staubgefäße aufrecht. 21°.

1^{00}	5^{30} Std.	jetzt Griffel spreizend,	1^{10}	1^{25}	1^{50}	2^{40}	Std
1	+ 0	nochmals bestäubt. 24°.	+ 3	+ 4	+ 1	+ 1	

Die Versuche wurden noch oftmals wiederholt. Blüten mit spreizenden (empfängnisfähigen) Griffeln entblätterten sich bei 21—24° stets nach 50 Min. bis 2 Std., die meisten zwischen 1—1½ Std. Fangen die Griffel erst gerade an zu spreizen, so gibt es stets Blüten, bei denen selbst 2—4 Std. bis zum Abfallen der Petalen verstreichen. Spreizen die Griffel der zum Versuche verwandten Blüten noch nicht, so tritt Entblätterung nicht ein; in den allermeisten Fällen auch dann nicht, nachdem die Griffel empfängnisfähig geworden sind.

Die empfängnisfähigen Blüten von *G. pyrenaicum* entblättern sich also infolge von Bestäubung tatsächlich ganz überraschend schnell, durchschnittlich schon nach 1—1½ Std.!

Noch auffälligere Resultate erhielt ich bei *Erodium Manescavi.*

Versuch 41.

Erodium Manescavi. 4. VIII. 1910. 18°.

Blüten mit spreiz. Griffeln. Die Blüten waren im ersten Blühstadium kastriert worden. Ich wählte absichtlich kühle, regnerische Sommertage für diese Versuche aus, weil die Petalen sonst am zweiten Blühtage sehr früh abfallen. Die Blüten dauern nämlich 2 Tage: am ersten öffnen sie sich und stäuben die Stamina, am zweiten früh sind die Griffel empfängnisfähig.

a) 24 Blüten. Es entblätterten sich bei 18° nach

40	43	45	48	50	52	54	55	58	59	60	63	65	68 Min.
2	+ 1	+ 2	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1	+ 3	+ 2	+ 1	+ 2	+ 2	+ 1	+ 1

b) 8 Blüten. 16°.

50	60	67	75	80	85 Min.
1	+ 1	+ 3	+ 1	+ 1	+ 1

Kontrollblüten hielten sich noch stundenlang.

Bei *Erodium Manescavi* fallen die Petalen also schon nach 40—60 Minuten!

Leider habe ich nicht über das Material verfügt, um diese Versuche auf eine größere Zahl von Geraniaceen ausdehnen zu können. Sicher ist jedenfalls, daß nicht alle Arten so auffällig schnell reagieren. Dies gilt nach meinen Beobachtungen z. B. für *Geranium molle*, das überhaupt recht schlecht zu reagieren scheint. Vereinzelte Blüten entblätterten sich nach 2—5 Std., ganz wenige Blüten von *G. pratense*, die ich auch schließlich noch aufbringen konnte, nach 2½—4 Std. (Hildebrand, 1865, S. 2: 2—7 Std.).

Von besonderem Interesse erschien eine Untersuchung bei solchen Formen der Sympetalen, deren Kronen sich so auffallend schnell zu Fall bringen lassen:

Blüten von *Borago officinalis* ließen die Kronen vorzeitig fallen nach 2½—7 Std.

Dagegen konnte ich vorzeitige Entblätterung durch Bestäubung überhaupt nicht hervorrufen bei *Linum perenne*, *L. usitatissimum*, *L. alpinum* und bei *Verbascum thapsiforme*; bei *Linum* auch nicht bei „legitimer" Bestäubung. Gibt es hier überhaupt Unterschiede in der Dauer zwischen bestäubten und unbestäubten Blüten, so werden diese wohl nur an intakten Pflanzen, aber nicht an abgeschnittenen Blüten hervortreten, mit denen ich allein gearbeitet habe[1]).

Man sieht daraus also, daß große und schnelle Reaktionsbefähigung gegen die verschiedensten Einflüsse durchaus nicht Hand in Hand zu gehen braucht mit Reaktionsbefähigung gegen Bestäubung und ihre Folgen.

1) An meinen Versuchsblüten habe ich mich oftmals überzeugt, daß sie selbst 2—3 Tage nach dem Abschneiden von der Mutterpflanze noch sehr reaktionskräftig sind bei Erwärmung oder Überführung in CO_2 haltige Räume. Das gilt auch für die bestäubten Blüten. Die Entblätterung nach der Bestäubung unterbleibt also nicht wegen Mangels an Reaktionsbefähigung.

Abschnitt VI.
Vorzeitige Entblätterung durch Verwundung der Narben oder Griffel.

Die im letzten Abschnitte mitgeteilten Versuche mit *Geranium pyrenaicum* und *Erodium Manescavi* machen die Annahme recht unwahrscheinlich, daß der Einfluß der Bestäubung auf der Befruchtung der Samenknospen beruht. Sie lassen vielmehr vermuten, daß ein maßgebender Reiz schon von den Pollenschläuchen oder gar von den ungekeimten Pollenkörnern ausgeht, ähnlich wie bei den Orchideen. Auch dieser Frage bin ich nicht weiter nachgegangen. Nur soviel habe ich festzustellen gesucht, ob vielleicht die Narben oder Griffel eine ähnliche Bedeutung für diese Blüten haben wie bei den Orchideen. Ich kann mich hier nur auf einige orientierende Versuche mit Verwundung der Griffel stützen, die weiter fortzuführen sind.

Keinen Einfluß von Verwundungen der empfängnisfähigen Griffel habe ich bei *Geranium pyrenaicum* gesehen. Sehr auffällige Ergebnisse erzielte ich dagegen bei *Erodium Manescavi*. Die Griffel der empfängnisfähigen Blüten wurden mit einer Pinzette gequetscht. Die Blüten selbst waren im I. Blühstadium vor Öffnung der Antheren der Staubgefäße beraubt und vor Bestäubung geschützt worden:

Versuch 42.

Erodium Manescavi. 16—21°. VIII. 1910.

a) 8 Blüten. 16°.

45	75	100 Min.
1	+2	+2

b) 7 Blüten. 18°.

45	50	55	57	59	62 Min.
1	+1	+2	+1	+1	+1

c) 10 Blüten. 18°.

32	40	72	75	95 Min.
1	+1	+2	+1	+1

4 dieser Blüten, die sich nicht entblätterten, 5 Stunden später nochmals verwundet:

44	71	78 Min.
1	+1	+1

d) 6 Blüten. 19°.

35	43	44	47	50 Min.
1	+1	+2	+1	+1

e) 9 Blüten. 17°. 8. IX. 1910.

20	35	48	52	55	58	59	62	87 Min.
1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1

Im ganzen also entblätterten sich nach:

20	30—35	36—40	41—45	46—50	51—55	56—60	61—70	71—80	81—100 Min.
1	+3	+1	+6	+4	+4	+4	+2	+7	+4

Da die Kontrollblüten nur ganz vereinzelt während und einige Stunden nach den Versuchen ihre Petalen fallen ließen, so scheint tatsächlich auch die Verwundung der Griffel bei dieser Art die Entblätterung der Blüten auszulösen, und zwar etwa nach der gleichen Zeit oder etwas später als nach Bestäubung!

Meine Absicht, diese Versuche im September 1910 weiter fortzusetzen und zu vertiefen, habe ich leider nicht ausführen können. Die Witterung war wohl für den normalen zeitlichen Ablauf des Blühvorganges nicht mehr genügend günstig. Verwundung der Blütenblätter scheint jedenfalls nicht wirksam zu sein. Sehr wichtig dürfte dagegen auch zur Interpretation der mitgeteilten Versuche die Beobachtung sein, daß schon Verwundung der noch unempfänglichen Griffel am Nachmittag des I. Blühtages wenigstens bei einigen Blüten vorzeitige Entblätterung zu veranlassen scheint.

Versuch 43.

Erodium Manescavi. IX. 1910.

a)	7 Blüten,	19°.	2^{55}:	Griffel verwundet;	nach	2^{05}	3^{45} Std.
						1	+ 2
b)	6 „ ,	18°.	3^{40}:	„	„	1^{00}	2^{10} Std.
						2	+ 1
c)	7 „ ,	17°.	4^{50}:	„	„	1^{50} Std.	
						3	

Ergebnislos verliefen einige Versuche mit *Borago officinalis.*

Abschnitt VII. Charakter des Entblätterungsvorganges.

Nach Ermittlung der wichtigsten Anlässe, durch die die Petalen vieler Blüten vorzeitig zu Falle gebracht werden können, war es vor allem nötig, über die Natur dieses Vorganges selbst tiefere Aufschlüsse zu gewinnen. Alle bisherigen Mitteilungen sprechen dafür, daß die Entblätterung nichts anderes ist als ein Lebensvorgang. Diese Auffassung war aber noch fester zu begründen. Für die weiteren Versuche verwendete ich hauptsächlich die Blüten von *Geranium pyrenaicum.* Zunächst mußte festgestellt werden, ob es Starrezustände gibt.

A. Wärmestarre.

Daß eine solche besteht, darauf habe ich ganz kurz schon im III. Abschnitte hingewiesen. Folgende Versuche dürften daran keinen Zweifel mehr lassen. Durch Vorversuche habe ich zunächst

festgestellt, daß man in 49—50° nicht länger als 2 Minuten erwärmen darf, will man nicht dauernde Schädigungen an den Blüten beobachten.

Versuch 44.

Geranium pyrenaicum. 5. VII. 1910. Alle Staubgefäße aufrecht.

A. 10 Kontrollblüten, erwärmt auf 44—45°. Es entblätterten sich nach:

2	3	4 Min.
0	+ 7	+ 3 Blüten.

B. 10 Blüten:

0′	1′	$1^{15'}$	+												
50°	49,5°	49,2°	0	5 Blüten 4 Min. in 16°	0′	1′	2′	3′	+	10′	+				
					43°	45°	45°	45°	0	45°	0				
				5 Blüten 85 Min in 16°	+	0′	1′	2′	+	3′	+	4′	+		
					0	43°	44°	45°	2	43°	2	44°	1		

C. 10 Blüten:

0′	1′	+								
49°	49°	0	5 Blüten 3 Min. in 15°	+	10′	+				
				0	44—45°	0				
			5 Blüten 90 Min. in 16°	+	0	1′	2′	3′	+	
				3	44°	45°	45°	45°	2	

Versuch 45.

Geranium pyrenaicum. 7. VII. 1910. 5 Staubgefäße aufrecht.

A. 10 Kontrollblüten:

0′	4′	+	5′	+	6′	+
43°	45°	5	44°	4	44°	1

B. 10 Blüten:

0′	1′	$1^{10'}$	+														
49°	49°	49°	0	5 Blüten 2 Min. in 16°	+	10′	+										
					0	45°	0										
				5 Blüten 3 Std. in 16°	+	0′	1′	2′	3′	+	4′	+	5′	+	6′	+	
					0	44°	45°	45°	45°	1	43°	1	44°	2	43°	1	

C. 10 Blüten:

0′	1′	$1^{20'}$	+												
49,5°	49°	49°	0	5 Blüten 10 Min. in 15°	+	12′	+								
					0	44—45°	0								
				5 Blüten 3 Std. in 15°	+	0′	1′	2′	3′	+	4′	+	5′	+	
					0	43°	45°	45°	45°	3	43°	0	42°	2	

D. 10 Blüten:

0′	1′	+										
49,5°	49,2°	0	5 Blüten 3 Min. in 20°	+	10′	+						
				0	45°	0						
			5 Blüten 32 Min. in 20°	+	0′	1′	2′	3′	+	4′	+	
				0	43°	44°	44°	44°	4	44°	1	

Versuch 46. *Geranium pyrenaicum.*

Die Griffel der Blüten spreizen.

A. 10 Blüten:

0′	1′	$1^{15'}$	5 Blüten 4 Min. in	4′	+	8′	+
50°	49°	49°	15°	44°	0	44°	2

5 Blüten in Luft 15°	60′	70′	3^{30} h	
	+ 1	+ 1	+ 2	

B. 10 Blüten:

0′	1′	$1^{30'}$	+	5 Blüten 3 Min.	+ 4′ + 9′ + 15′ +
51°	50,5°	49,5°	0	40 Sek. in 15°	0 44° 0 45° 1 45° 0
				5 Blüten in 15°	+ 0′ 1′ + 3′ + 5′ +
				nach 2^{30} Std.:	0 44° 44° 3 45° 1 45° 1

C. 10 Blüten:

0′	1′	+	5 Blüten 5 Min. in	3′ + 10′ +
50°	49,5°	0	Luft 20°	45° 2 44° 0

5 Blüten in Luft 20°	23′	33′	40′
	+ 1	+ 1	+ 2

Versuch 47. *Geranium pyrenaicum.*

Alle Staubgefäße aufrecht.

A. 10 Blüten:

0′	1′	$1^{15'}$	+	5 Blüten	+ 0′ 1′ 2′ 3′ + 10′ + 15′ +
48,5°	48,5°	48,5°	0	2 Min. in 16°	0 43° 44° 44,5° 44,5° 1 45° 0 44° 0
				5 Blüten	+ 0′ 1′ 2′ +
				30 Min. in 16°	0 43° 44° 45° 5

B. 12 Blüten:

0′	1′	$1^{15'}$	+	6 Blüten	+ 0′ 1′ 4′ + 7′ + 9′ + 10
48,8°	48,8°	48,5°	0	8 Min. in 20°	0 43° 43,5° 44° 1 45° 2 44° 2 + 0
				6 Blüten	+ 0′ 1′ 2′ 3′ + 6′ + 8′ +
				20 Min. in 20°	0 43° 44° 45° 44° 5 44° 0 44° 1

Die Versuche sind wohl leicht verständlich. Die eine Hälfte zuvor erwärmter Blüten wurde nach genügender Abkühlung sogleich in 44—45° gebracht, die andere nach kürzerer oder längerer Zeit. Verzeichnet sind die Minutenzeiten, während welcher erwärmt wurde; zwischen den Strichen ist angegeben, wie viele Blüten jeweilig entblättert waren. Alle Versuche fanden in dampfgesättigtem Raume statt.

Die Versuche lehren:

1. Es gibt eine rückgängige Wärmestarre, wenn man die Blüten vorübergehend 1—1½ Min. auf 49—50° erwärmt.

2. Diese Wärmestarre geht offenbar ziemlich schnell zurück. In Versuch 47 A und 47 B genügten dazu schon 20—30 Min. Ihre Dauer wurde nicht bestimmt.

3. Erwärmt man 1—1½ Min. auf Temperaturen von 48,5—49°, so fallen kurze Zeit nach begonnener Abkühlung bei abermaliger Erwärmung auf 44—45° die Petalen noch einiger Blüten, aber wesentlich verspätet (vgl. Versuch 46 A, C): Der Starre voraus scheinen also Vorgänge zu gehen, welche den Ablauf der Entblätterungsreaktion verzögern.

4. Von Interesse ist der Umstand, daß wärmestarr gewesene Blüten oft sich nachträglich, nachdem die Reaktionsbefähigung zurückgekehrt, wenn auch sehr verspätet, vorzeitig entblättern. Dafür noch einige Beispiele:

Versuch 48.

Geranium pyrenaicum. VII. 1910.

Je 10 Blüten.

A.	0	1	1^{15} Min.	Luft	60	72	140 Min.		
	50°	49°	49°	15°	+ 3	+ 1	+ 2	Sa. 6.	
B.	0	1	1^{30} Min.	Luft	30	55	75	125 Min.	
	48°	48,5°	48,8°	16°	+ 1	+ 3	+ 1	+ 1	Sa. 6.
C.	0	1	1^{20} Min.	Luft	55	65	125 Min.		
	49°	49°	49°	16°	+ 2	+ 4	+ 2	Sa. 8.	

Worauf diese vorzeitige Entblätterung beruht, kann vorläufig nicht erörtert werden.

B. Starre durch Sauerstoffmangel.

Von ihr kann man sich auf verschiedene Weise überzeugen.

a) Bringt man jüngere Blüten von *G. pyrenaicum* mit 5 oder mit 8 aufrechten Staubgefäßen unter Wasser in ein Gemisch von $^1/_2$ vol H und $^1/_2$ vol CO_2 oder $^1/_3$ vol H und $^2/_3$ vol CO_2, so fallen die Petalen nicht mehr.

b) Läßt man die Blüten einige Zeit in H-Atmosphäre, so entblättern sie sich auch nachher nicht oder verspätet in warmem Wasser. Beispiele:

Versuch 49.

Geranium pyrenaicum. 10. VI. 1910.

8 Staubgefäße aufrecht.

A. 9 Kontrollblüten 9^{30} in warmes Wasser, 44°:

Nach 150	165	180	195	210	225 Sek.	
1	+ 1	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1	= 9 entblättert.

B. 10 Blüten 9^{30} bis 12^{55} in H. 12^{55} 5 Blüten sofort in warmes H_2O (44°):

210	300	345	420	510	540 Sek.
1	+ 1	+ 1	+ 0	+ 1	+ 1

Die 5 übrigen 2 Std. in Luft, dann in H_2O bei 44°:

120	135	165	180 Sek.
2	+ 1	+ 1	+ 1

Versuch 50.

Geranium pyrenaicum. 13. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Kontrollblüten um 11 h in H_2O von 44°:

130	165	180	195	210	225	240	265	300 Sek.
1	+ 1	+ 4	+ 3	+ 1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1

B. 15 Blüten von 11—3^{40} h in H. 3^{40} 7 Blüten davon sofort in H_2O von 44°:

45	480	700 Sek.
1	+ 1	+ 0 5 nicht entblättert.

8 Blüten davon von 3^{40}—6^{30} in Luft, dann in H_2O von 44°:

165	300 Sek.
1	+ 7.

c) Stellt man die Blüten in konzentrierte Kohlensäure, so fallen die Petalen danach in Luft erwärmt zunächst nicht. Beispiel:

Versuch 51.

Geranium pyrenaicum. 13. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Blüten von 11—3^{50} h in CO_2. Davon 7 Blüten 3^{50} in H_2O, 44°. Nach 10 Min. keine Blüte entblättert.

8 Blüten 7 h abends in H_2O, 44°:

15	105	120	135	150 Sek.
1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1.

d) Vorübergehende Starre läßt sich endlich erzielen, wenn man die Blüten in einen stark luftverdünnten Raum bringt und den Sauerstoff durch H ersetzt. Beispiele:

Versuch 52.

Geranium pyrenaicum. 8. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Blüten 11 h in H_2O bei 44°:

165	180	195	210	225	240	270	285	300 Sek.
2	+ 1	+ 2	+ 3	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	+ 2.

B. 10 Blüten von 11 h bis 2^{35} h im Vakuum, nach viermaligem Ersatz der Luftspuren durch H.

2^{40} h. Alle 10 Blüten sofort in H_2O bei 44°:

240 Sek.

1

9 Blüten entblättern sich nicht nach 12 Minuten.

Versuch 53.

Geranium pyrenaicum. 7. VI. 1910.

5 Staubgefäße aufrecht.

A. 15 Blüten 10^{20} in H_2O bei 44°:

120	135	150	165	180	195	210	220	240	265	300 Sek.
1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 4	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1

B. 15 Blüten von 10^{30} h bis 1 h im Vakuum nach dreimaligem Ersatz der Luft durch H. Dann:

a) 1 h: 5 Blüten sofort in H_2O, 44°: nach 10 Min. + 0.

b) 1^{10} h: 5 Blüten in H_2O, 44°:

120	165	195	315 Sek.	
+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	1 nicht.

c) 3 h: 5 Blüten bis jetzt seit 1 h in Luft, 2 entblättert.

Die 3 übrigen in Wasser bei 44°:

135	150	180 Min.
1	+ 1	+ 1.

Ich habe diese Versuche noch oftmals wiederholt und dabei beobachtet, daß manchmal nach 3—4-stündigem Aufenthalte in dem (selbstverständlich stets verdunkelten) Rezipienten der Wasserstrahlluftpumpe selbst bei Ersatz der Luft durch H noch keine vollständige Starre, sondern nnr eine bedeutende Reaktionsverlangsamung eintritt. Sehr merkwürdig ist ferner, daß öfters in diesen Versuchen die Blüten wenige Minuten nach Übertragung in Luft vorzeitig sich entblättern. Beispiel:

Versuch 54.

Geranium pyrenaicum. 9. VI. 1910.

5—7 Staubgefäße aufrecht.

20 Blüten von 2^{50}—5 Uhr im Vakuum nach dreimaligem Ersatz der Luft durch H.

a) 5 Uhr. 10 Blüten sofort in H_2O bei 42,5°.

165	225	270	300	315	330	360 Sek.
1	+ 1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1
	2 nicht.					

b) 5—5^{40} Uhr. 10 Blüten in Luft 20°, 5^{40} Uhr 9 entblättert.

Worauf diese vorzeitige Entblätterung beruht, weiß ich nicht. Die Versuche fanden im Laboratorium statt: möglich also, daß die Laboratoriumsluft schuld daran ist. Es bedarf diese Frage noch weiterer Untersuchungen.

Jedenfalls geht wohl aus allen diesen verschiedenartigen Versuchen hervor, daß es auch eine Starre durch Sauerstoffmangel gibt.

C. Anästhesierung.

Sie konnte natürlich nicht gelingen, weil Chloroform und Äther selbst die Petalen vorzeitig zu Falle bringen.

D. Nachwirkung der Wärme.

Ich habe weiter noch zu zeigen, daß die Entblätterung der Blüten die Eigentümlichkeiten der Reizvorgänge besitzt.

Schon bei den früheren Versuchen war es mir aufgefallen, daß Erwärmung von kürzerer als Reaktionszeitdauer die Entblätterung auslöst. Von den zahlreichen Versuchen, die ich angestellt habe, um diese Beobachtung weiter zu verfolgen, will ich nur einige wenige hier anführen. Ich erwärmte dabei die Blüten stets in einem dampfgesättigten Raum von 44—45°. Zu jedem Einzelversuche dienten 12 Blüten.

Geranium pyrenaicum. Lufttemp. 19—22°.
Alle Staubgefäße aufrecht.

		Erwärmungsdauer								
Vers. 55.	20. VII. 1909.	3 Min.	3′	5	6	12 Min.				
			8	+9	+2	+1				
Vers. 56.	13. VII. 1909.	2^{30} Min.	2^{30}′	7	8	9	10 Min.			
			—	1	+2	+3	+1			
Vers. 57.	13. VII. 1909.	2^{15} Min.	2^{15}′	4	6	8 Min.				
			—	1	+5	+2				
Vers. 58.	13. VII. 1909.	2 Min.	2′	5	8	10	13	23	28	35 Min.
			0	1	+1	+1	+5	+1	+1	+1
Vers. 59.	13. VII. 1909.		2′	5	6	7	8	9	10 Min.	
			0	1	+1	+1	+3	+1	+1	
Vers. 60.	17. VII. 1909.	1^{30} Min.	1^{30}′	3	4	5	6	7	13 Min.	
			0	1	+5	+3	+1	+1	+1	
Vers. 61.	17. VII. 1909.		1^{30}′	7	8	9	11 Min.			
			0	3	+3	+2	+2			
Vers. 62.	10. VII. 1909.	1 Min.	1′	6	8	10	11	15	17 Min.	
			0	0	2	+1	+2	+1	+1	
Vers. 63.	17. VII. 1909.		1′	7	8	13	14	15 Min.		
			0	+1	+3	+1	+1	+1		
Vers. 64.	10. VII. 1909.		1′	17 Min.						
			0	+1						
Vers. 65.	17. VII. 1909.	40 Sek.		0						

Auch in warmem Wasser habe ich solche Versuche gemacht. Diese Methode verdient vor der anderen den Vorzug, weil sich dabei die Temperaturen konstanter halten lassen. Nach Beendigung der Erwärmung brachte ich die Blüten sofort in Wasser von Zimmertemperatur, um sie möglichst schnell abzukühlen, danach in Luft. Zu jedem Einzelversuch dienten 5 Blüten.

Geranium pyrenaicum. VI. 1910.

Alle Staubgefäße aufrecht 44—45°.

Versuch 66.	Erwärmungsdauer 90 Sek.	1^{40}	3^{30}	6 Min.	
		2	+ 1	+ 2	
Versuch 67.	Erwärmungsdauer 75 Sek.	4	5	7	13 Min.
		1	+ 1	+ 1	+ 1
Versuch 68.		4	6	7	10 Min.
		2	+ 1	+ 1	+ 1
Versuch 69.	Erwärmungsdauer 60 Sek.	1^{15}	5	6	12 Min.
		1	+ 1	+ 1	+ 1
Versuch 70.		5	7	11 Min.	
		1	+ 1	+ 1	
Versuch 71.		9 Min.			
		2			
Versuch 72.	Erwärmungsdauer 45 Sek.	1^{30}	2^{30}	3 Min.	
		1	+ 2	+ 1	

Ich habe solche Versuche, in Luft und Wasser, mit Blüten jeden Alters in großer Menge, im ganzen mit gegen 1000 Blüten, gemacht. Ihre wichtigsten Ergebnisse scheinen mir die folgenden:

1. Die Erwärmung hat eine ausgesprochene Nachwirkung.

2. Es genügt eine viel kürzere Erwärmung als eine solche von Reaktionszeitdauer, um Reaktion auszulösen.

3. Nennt man die Zeit, während deren man vorübergehend erwärmen muß, um als Nachwirkung eine Entblätterung auszulösen, Präsentationszeit, so beträgt diese Zeit bei 44—46° (um mehr als die Hälfte aller Versuchsblüten zur Reaktion zu veranlassen) etwa:

		f. dampfgesätt. Raum	f. warmes Wasser
I.	bei Blüten mit spreiz. Griffeln . . .	0^{30} — 1 Min.	
II.	„ „ „ geschl. Griffeln . . .	1 „	0^{45} — 1 Min.
III.	„ „ „ 8 aufrechten Staubgef.	1^{30} — 2 „	1 „
IV.	„ „ „ 5 „ „	2 — 3 „	1 — 1^{30} „

4. In Wasser scheinen also die Präsentationszeiten noch etwas kleiner als in Luft. Das hängt wohl mit der schnelleren Erwärmung im Wasser zusammen.

5. Die Reaktionszeiten für Erwärmung von Präsentationszeitdauer sind wesentlich länger als für Dauererwärmung:

		Präsentationszeit Min.	Reaktionszeit f. Präsent.-Zeitdauer Min.	Reaktionszeit f. Dauererwärmung Min.
I.	Blüten mit spreiz. Griffeln . .	0^{30}—1	4—10	∠ 2^{30}
II.	„ „ aufrechten Staubgef. .	1	7—15	3
III.	„ „ 8 aufrechten Staubgef.	1^{30}—2	8—20	4
IV.	„ „ 5 „ „	2—3	10— ?	4
V.	„ „ gesenkt. Staubgef. .	?	?	6—10

6. Die Präsentationszeiten sind also etwa $^1/_3$—$^1/_2$ so lang wie die kürzesten Reaktionszeiten.

7. Die Reaktionszeiten werden um so kürzer, je länger man erwärmt.

E. Summation unterschwelliger Einzelreize.

Ob eine solche vorkommt, habe ich in orientierenden Versuchen nur an Blüten untersucht, bei denen alle und bei denen 5 Staubgefäße aufrecht sind, und zwar in dampfgesättigtem Raume (45°). Die Pausen zwischen den Einzelerwärmungen habe ich ziemlich lang gewählt, damit die Erwärmung als solche sich nicht summierte. Zu jedem Versuche dienten 10 Blüten. Ich gebe wieder bloß einige Beispiele:

I. *G. pyrenaicum.* 5 Staubgefäße aufrecht.

Versuch 73. 90 Sek. Reizung, 4 Min. Ruhe. Lufttemp. 25°.

nach	1	2	4	8	10 malig Reizung
	0	+ 5	+ 2	+ 1	+ 0

Versuch 74. 1 Min. Reizung, 3 Min. Ruhe. 25°.

nach	3	4	5	8	9	15	16	17 mal. Reizung
	0	+ 2	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1	+ 0

Versuch 75. 45 Sek. Reizung, 2 Min. Ruhe. 25°.

nach	5	6	13	20 mal. Reizung
	2	+ 3	+ 1	+ 1

Versuch 76. 45 Sek. Reizung, 3 Min. Ruhe. 24°.

nach	11	12	18	23 mal. Reizung
	1	+ 2	+ 1	+ 1

II. *G. pyrenaicum.* Alle Staubgefäße aufrecht.

Versuch 77. 40 Sek. Reizung, $2^1/_2$ Min. Ruhe. 22°.

nach	3	4	9	16 mal. Reizung
	4	+ 2	+ 1	+ 0

Versuch 78. 35 Sek. Reizung, 2 Min. Ruhe. 22,5°.

nach	6	9	10	13	14	17 mal. Reizung
	3	+ 1	+ 1	+ 3	+ 1	+ 0

Versuch 79. 30 Sek. Reizung, 3 Min. Ruhe. 23,5°.

nach	4	7	11	12	14	15 mal. Reizung
	1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	+ 1

Versuch 80. 30 Sek. Reizung, 3 Min. Ruhe. 23,5°.

nach	3	4	5	6	7	8	9	10 mal. Reizung.
	1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 0	+ 2	+ 2

Versuch 81. 25 Sek. Reizung, 2 Min. Ruhe. 25°.

nach	2	4	12	13	14	15	16	17 mal. Reizung
	1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1	+ 2	+ 1	+ 1

Versuch 82. 15 Sek. Reizung, 1 Min. Ruhe. 25°.

nach	20	23	25	34	37 mal. Reizung
	1	+ 1	+ 1	+ 1	+ 1

1. Es gibt also eine Summation unterschwelliger Einzelreize.
2. Selbst sehr kurze Einzelreize, z. B. von 15 Sek. Dauer, summieren sich mit der Zeit.
3. Je länger die Ruhepausen zwischen den Einzelreizen im Verhältnis zu diesen sind, um so öfter muß man in der Regel reizen, um Reaktion auszulösen.
4. Daraus scheint ersichtlich, daß unterschwellige Einzelreize mit der Zeit wieder abklingen.

F. Abklingen des induzierten Vorganges.

Eine dauernde Nachwirkung der Erwärmung scheint es also nicht zu geben. Diese Frage habe ich auch noch durch Dauererwärmung unter der Präsentationszeit zu lösen gesucht. Es war zu prüfen, ob durch solche Erwärmung eine bleibende Veränderung derart in den Blüten eintritt, daß bei Wiederholung der Erwärmung kürzere Zeit der Erwärmung nötig ist, um die vorzeitige Entblätterung auszulösen als das erste Mal. Berücksichtigen muß man natürlich bei solchen Versuchen, daß bis zur Wiederholung der Erwärmung die Blüten etwas älter geworden sind und infolgedessen etwas schneller und nach etwas kürzerer Erwärmung sich entblättern müssen als vorher. Zu jedem Einzelversuche verwendete ich 12 Blüten. Ich gebe einige Beispiele:

I. *Geranium pyrenaicum.* 5 Staubgefäße aufrecht.

Vers. 83. 26. VI. 1909. 20°. 4 Min. Reizung in 42—43°, 3, 8 Min. (+ 1) 4 Std. Pause,

danach 4 Min. Reizg., 42—43°, + 4, 5 Min. (+ 1)

Vers. 84. 26. VI. 1909. 20°. 4 Min. Reizung in 40—42°, 0, 10 Min. (+ 2) 3^{20} Std. Pause,

danach 4 Min. Reizg., 41—42°, + 4, 10 Min. (+ 2)

Vers. 85. VII. 1910. 21°. 2 Min. Reizung in 44°, 0, 6 (+ 1) 8 Min. (+ 1) 1 Std. Pause,

danach 2^{30} Min. Reizg., 45°, + 1, später + 0.

Vers. 86. VII. 1910. 21°. 2^{15} Min. Reizung in 45°, 0, 7 (+ 1) 9 Min. (+ 1) 1 Std. Pause,

danach 2^{15} Min. Reizg. in 46°, + 0, später + 0.

II. *Geranium pyrenaicum.* Alle Staubgefäße gesenkt.

Vers. 87. 24. VI. 1909. 22°. 5 Min. Reizung, 45°, 4. 4 Std. Pause, danach 5 Min. Reizg., 44°, + 1.

Vers. 88. 24. VI. 1909. 22°. 8 Min. Reizung, 42—44°, 5. 1^{20} Std. Pause, danach 8 Min. Reizg., 43—44°, + 1.

Vers. 89. 24. VI. 1909. 22°. 7 Min. Reizung, 42—43°, 4. 30 Min. Pause, dann 5 Min. Reizg., 42°, + 0. 1^{30} Std. Pause, dann 6 Min. Reizg., 42°, + 3.

In diesen Versuchen ist jedesmal angegeben, wie viele Blüten sich nach jeder Reizung entblätterten. Die Minuten sind vom Beginne der Reizung, die Pausen vom Ende der ersten und bis zum Beginne der zweiten Reizung gerechnet.

Auch bei älteren Blüten erhielt ich stets dasselbe Resultat: Eine dauernde Nachwirkung der Erwärmung von etwas kürzerer als Präsentationszeitdauer läßt sich nicht nachweisen. Das besagt aber: Der auf die Ablösung der Petalen hinwirkende Reizeffekt muß nach einiger Zeit wieder ausklingen. Es kann nicht so sein, daß durch die Erwärmung von kürzerer als Präsentationszeitdauer ein nicht rückgängig zu machender, auf die Entblätterung hinwirkender Vorgang, etwa die Lockerung der Blütenblätter, beginnt, aber nicht zu Ende geführt wird; sonst müßte ja eine zweite Reizung auch nach Einschiebung einer langen Pause schon nach viel kürzerer Dauer und nach kürzerer Zeit Erfolg haben, als die erste.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes lassen sich dahin zusammenfassen:

1. Die Entblätterungsreaktion ist ein Lebensvorgang. Denn sie wird gehemmt:
   a) durch die Wärmestarre,
   b) durch die Starre infolge von Sauerstoffmangel.
2. Beide Starrezustände lassen sich rückgängig machen.
3. Die vorzeitige Entblätterung ist aber auch ein Reizvorgang. Denn es gibt eine Präsentationszeit, eine Summation unterschwelliger Reize, ein Abklingen der Erregung und alles, so auch das Vorkommen einer „Reizleitung" bei Verwundung der Narbe, spricht dafür, daß die wirksamen Anlässe nur auslösend wirken.

Abschnitt VIII.
Die Mechanik der vorzeitigen schnellen Entblätterung.

A. Anatomische Befunde.

Die Abgliederungsstelle der Petalen befindet sich bei allen untersuchten Formen (*Geranium pyrenaicum, G. pratense, Verbascum*

thapsiforme, Erodium Manescavi, E. ciconium, Pelargonium zonale, Helianthemum vulgare, Linum alpinum und *Borago officinalis)* an der äußersten Basis der Kronblätter. Sie bietet häufig einige merkwürdige Besonderheiten, die sie zu einem sehr tauglichen „Reaktionsgewebe“ machen. Zunächst einmal liegt sie meist (Ausnahme z. B. *Pelargonium)* in einer äußerst schmalen, isthmusartigen Verjüngung des Kronblatt- oder des Kronengrundes, diese Verjüngung quer durchsetzend. Letztere ist oft *(Geranium pyrenaicum, G. palustre, Erodium Manescavi* u. a., *Linum sp., Borago)* rechtwinklig, beinahe knieförmig zur Petalfläche abgebogen, so daß die Abgliederungsebene ihr fast parallel werden kann (Fig. 3).

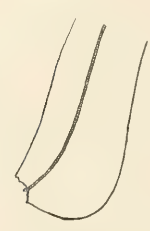


Fig. 3.
Basis eines abgestoß. Kronblattes v. *Erodium botrys.* Etwas vergr.

Zweitens ist der Bau der Abgliederungszone häufig eigentümlich. Sie besteht nämlich meist aus ganz ungewöhnlich kleinzelligem Gewebe: Die Zellen, auch die der Endodermis, sind mehr oder weniger isodiametrisch, rundlich, ziemlich plasmareich. Nur die Gefäßbündelscheiden werden von langgestreckten Zellen gebildet. Dieses übrigens mehr oder weniger interzellularenreiche, wenigschichtige Gewebe geht noch in dem isthmusartigen Teile der Petalbasis in Gewebe über, das aus größeren, nicht mehr isodiametrischen Zellen besteht, bildet also keine scharf abgesetzte Zone. Bei *Borago* unterscheidet sich aber das Gewebe der Abgliederungsstelle fast gar nicht von dem sonstigen Kronparenchym.

Ist die Abgliederungsstelle meist auch schmal, so haften die Petalen gleichwohl vor einer Reizung recht fest an der Blütenachse: Es bedarf eines ziemlich großen Kraftaufwandes, sie loszureißen. Zieht man an den Petalplatten, so reißt häufig das Gewebe hier und nicht an der Petalbasis. Die Zerreißungsfestigkeit ist sonach in der Petalfläche, z. B. bei *Geranium*, fast größer als in jener.

Das Trennungsgewebe ist auch schon in ganz jugendlichen Blüten vorhanden. Offenbar wird es direkt aus dem embryonalen Gewebe der Blütenanlage bei der allgemeinen Gewebedifferenzierung gebildet. Eine Trennungsschicht, die erst während der Anthese, etwa durch Zellteilungen, besonders ausgebildet wird, gibt es also nicht.

Richtet man nun sein Augenmerk auf die infolge Wärme-, CO_2-, Leuchtgas- oder Erschütterungsreizung abgefallenen Kronen oder Kronblätter, so findet man stets, daß sie an den Abgliederungsstellen von unverletzten, lebenden, rundlichen Zellen begrenzt werden. Und zwar ist die Trennungsfläche ganz uneben: hier und da springen einige Zellen oder Zellgruppen nach außen vor. Von den langgestreckten, nicht abgerundeten Zellen der Gefäßbündelscheiden ragen einige meist ziemlich weit aus ihr heraus. Nur die Gefäße der Bündel werden zerrissen. Nicht selten findet man an der Abgliederungsstelle auch Gruppen rundlicher Zellen, die sich von dem übrigen Trennungsgewebe mit Ausnahme ganz lockerer Verbindungen gelöst haben. Enthalten sie eine oder einige Epidermiszellen, so ist oft die Cuticula nebst den angrenzenden Schichten der Epidermisaußenwände an den Zellgrenzen zerrissen.

Dasselbe Aussehen wie an der Petalbasis gewährt die Trennungsfläche an der Blütenachse.

Unterschiede im Verhalten zwischen jungen und älteren, vorzeitig abfallenden Blütenblättern gibt es ebensowenig wie zwischen den vorzeitig und zwischen den nach Ablauf der Anthese autonom abfallenden Petalen: Die infolge von Reizungen vorzeitig fallenden Petalen bieten an der Abgliederungsstelle dasselbe anatomische Bild dar, wie es für die zu normaler Zeit fallenden so oftmals, von Mohl (1860, S. 276), Reiche (1885) und neuerdings wieder von Kubart (1906), beschrieben worden ist.

B. Versuche und Beobachtungen über die Art der Trennung.

Erfolgt die Trennung bei vorzeitigem Falle der Petalen nun auch durch Aktivität des Trennungsgewebes oder verhalten sich die Kronblätter im Gegensatz zu den nicht vorzeitig fallenden rein passiv, indem sie durch irgend welche Veränderungen in ihrer Umgebung von der Blütenachse einfach losgerissen werden? Diese Frage bedurfte noch besonders sorgfältiger Untersuchung. Hat doch letztere Annahme, wie schon erwähnt, Martelli (1895) für die Blüten von *Verbascum* ausgesprochen: eine durch die Erschütterung veranlaßte Reizbewegung des Kelches sollte es sein, die vorzeitig die Krone von der Blütenachse abquetscht. Irgend einen Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung hat er indessen nicht erbracht. Ich habe nun schon im Abschnitt IV darauf hingewiesen, daß häufig der Kelch bei *Verbascum* sich erst dann schließt, nachdem die Krone abgefallen ist. Füge ich dem noch

hinzu, daß bei *Erodium Manescavi*, bei *Helianthemum vulgare* und bei verschiedenen Geranien keine Schließbewegung des Kelches die Ablösung der Petalen begleitet, so dürfte schon hieraus ersichtlich sein, daß der Kelch nicht schuld an der Entblätterung sein kann. Gleichwohl habe ich mich mit diesen Beobachtungen nicht begnügt, sondern noch durch direkte Versuche mich von der Unrichtigkeit von Martellis Annahme überzeugt.

Bei *Verbascum thapsiforme* macht es keine Schwierigkeiten, den an der Basis fleischigen Kelch mit Starnadel und Pinzette abzupräparieren, solange die Knospen noch geschlossen sind. Die Sproßstücke stellte ich bis zum nächsten Nachmittag in feuchte Räume. Ein besonderer Schutz der Wundstelle durch Umwicklung mit nasser Watte erwies sich als unnötig. Unter den so zugerichteten, inzwischen in normaler Weise aufgeblühten Blüten gab es immer einige, die ihre Kronen autonom vorzeitig in dem feuchten Raume fallen ließen, hiermit schon anzeigend, daß nicht der Kelch dafür nötig ist. Der Rest wurde teils in einem Raum von 43—45° erwärmt, teils in CO_2-reiche Luft gebracht: fast ohne Ausnahme lösten sich nach $^3/_4$—4 Min. die Kronen. Freilich fielen sie nicht immer ab, sondern blieben an der Blüte hängen, von der Basis des Fruchtknotens festgehalten. Auch kam es vor, daß die Krone sich nicht in ganzem Umfange, sondern nur streckenweise von der Blütenachse loslöste: die Trennung unterblieb nämlich dort, wo bei der Entfernung des Kelches das Gewebe an der Kronblattbasis ein wenig beschädigt worden war. Diese Versuche habe ich an ungefähr 30 Blüten mit Erwärmung, an gegen 20 Blüten im Kohlensäuregemisch gemacht. Auch bei *Geranium pyrenaicum* habe ich oftmals festgestellt, daß die Entfernung des Kelches die vorzeitige Entblätterung nicht hindert.

Der Kelch kann es also nicht sein, der die Kronen vorzeitig zu Falle bringt. Sind freilich zur Blütezeit in ihm Spannungen vorhanden, deren Ausgleich durch die offene Krone verhindert wird, wie bei *Verbascum*, *Veronica chamaedrys*, *Borago officinalis* u. a., so wirken die Bewegungen der Kelchzähne natürlich begünstigend auf das Abfallen der Kronen, nachdem sie sich von den Blütenachsen getrennt haben. Meine Versuche an *Verbascum* zeigen dies ja ganz deutlich.

Aber auch von anderen Teilen der Blüte könnten die Kronblätter passiv losgerissen werden. So denkt sich ja für die normale Entblätterung Reiche (1885) bald den schwellenden Fruchtknoten, bald das Nektarium wirksam. Bei *Geranium* sind die Petalen in Höhlungen eines fleischigen Nektariumgewebes eingekeilt. Dieses Gewebe quillt zwischen den Petalen zu fünf wulstförmigen Nektarien hervor. Eine Schwellung dieser Wülste könnte vielleicht die Petalen von ihrer Befestigungsstelle abquetschen. Auch bei vielen anderen Geranien und bei Erodien gibt es solche Nektarien. Bei *Erodium Manescavi* ist es aber häufig so dorsiventral aus-

gebildet, daß die Wülste zwischen einigen der Blütenblätter völlig oder fast völlig fehlen: und doch tritt sehr schnell auch hier vorzeitige Entblätterung ein[1]). Auch direkte Beweise dafür kann ich beibringen, daß das Nektarium nicht nötig ist: An Blüten von *Geranium pyrenaicum* ist es nach Entfernung der Kelche nicht schwierig, die Nektariumwülste zwischen den Petalen mit einer Starnadel herauszuschneiden oder herauszubrechen: die vorzeitige Entblätterung in Wärme oder CO_2 bleibt an diesen Blüten nicht aus!

Endlich könnte man bei manchen Blüten noch daran denken, daß die Blüten vielleicht durch eine plötzliche Schwellung des Fruchtknotens vorzeitig entblättert würden, spräche nicht dagegen schon die enorme Geschwindigkeit, mit der der Fall der Petalen eintritt. Einige Versuche mit *Geranium pyrenaicum* lehrten folgendes: Entfernung der Griffel, der apikalen Hälfte oder fast des ganzen Fruchtknotens verhindert die vorzeitige Entblätterung nicht, woraus zunächst ersichtlich, daß zur Auslösung dieses Vorganges weder die Griffel noch der Fruchtknoten nötig sind. Sticht man aber mit einer Starnadel das ganze Gynäceum aus der Blüte aus, so entblättert sie sich zumeist weder in der Wärme noch in CO_2. Daraus aber darf man auf die Aktivität der Fruchtknotenbasis nicht schließen. Die Entblätterung unterbleibt nämlich meist auch dann, wenn man, ohne das Gynäceum zu verletzen, mit der Starnadel in der Nähe der Befestigungsstellen der Petalen zwischen den oder unterhalb der Stamina in die Blütenachse sticht oder wenn man Einschnitte in die Anheftungsstellen der Kronblätter selbst macht. Offenbar also ist es der Wundreiz, der alsdann die Entblätterung verhindert. Ich habe diese Versuche oftmals mit immer gleichem Erfolge gemacht.

Sprechen diese Versuche nur indirekt gegen die Mitwirkung des Fruchtknotens bei der Entblätterung, so tut dies direkt die Beobachtung bei *Pelargonium*, daß zwei der Kronblätter ganz isoliert für sich ohne Kontakt mit dem Fruchtknoten oder einem Nektarium sich vorzeitig ablösen.

Die Aktivität der Kronblätter bei der vorzeitigen Entblätterung wird aber durch andere Beobachtungen, wie mir scheint, schlagend bewiesen. Nämlich erstens: würden die Petalen passiv losgerissen, so würde die Wirkung wohl keine andere sein wie dann, wenn man die Blütenblätter aus der Blüte gewaltsam herausreißt. Ver-

---

1) Bei *Helianthemum vulgare* fehlt ein solches Nektarium überhaupt.

gleicht man die Trennungsflächen solcher gewaltsam abgerissener Petalen mit freiwillig vorzeitig abgefallenen, so sieht man völlig verschiedene Bilder: bei jenen ist die Trennungsfläche von zerrissenen Zellen begrenzt, liegt sie meist auch der Blütenachse mehr genähert; bei diesen wird sie von abgerundeten, unverletzten Zellen gebildet. Diese Beobachtung habe ich bei verschieden alten Blüten von *Geranium pyrenaicum* und von anderen Arten oftmals gemacht. Und zweitens wird die Aktivität der Kronblätter noch sicherer dadurch erwiesen, daß die Zellen an der Trennungsfläche bei freiwillig abgefallenen Petalen sich gruppenweise oder einzeln gegeneinander wenigstens hier und da isoliert haben, was bei gewaltsam abgerissenen nicht der Fall ist.

Nach alledem scheint mir so viel sicher: Wo die Blütenblätter sehr schnell infolge verschiedener Reizanlässe vorzeitig abfallen, beruht die Abtrennung der Petalen auf einer Aktivität des Gewebes an ihrer Basis. Diese Aktivität veranlaßt, wie bei der Entblätterung der Blüten am Ende der Anthese, eine Trennung dieser lebenden Zellen voneinander.

C. Mechanik der Zellentrennung bei der vorzeitigen Entblätterung.

Nachdem es mir gelungen, die Blüten so außerordentlich schnell vorzeitig zu entblättern, fragt es sich, ob diese seltsamen Reizreaktionen es nicht gestatten, den Mechanismus der plötzlichen Zellenisolierung zu ermitteln. Leider aber ist es bei der außerordentlichen Kleinheit und bei der versteckten Lage dieser wirksamen Zellen recht schwer, dieser Frage durch Versuche beizukommen, solange nicht der Zufall ein besonders günstiges Versuchsobjekt kennen lehrt[1]. Vorläufig muß ich mich damit begnügen, durch einige Beobachtungen und Überlegungen die Fragestellung soweit wie möglich einzuengen. Bei allen Überlegungen über die Mechanik der Zellentrennung muß man jedenfalls die ganz außerordentlich große Geschwindigkeit der Trennung besonders ins Auge fassen. Fallen doch die Petalen nicht selten schon 25—60 Sek. nach Beginn der Reizung! Diese Zeit scheint mir zu kurz, um vom Zellinnern aus die Mittellamellen „zur Verquellung" zu bringen. Gegen eine solche Verquellung spricht auch, glaube ich, die Rückregulierbarkeit des Reizvorganges und der Mangel einer dauernden

1) Vielleicht sind für Versuche die abgerissenen Kronblätter nicht ungeeignet.

Nachwirkung der Reizungen selbst bei einer der Präsentationszeit nahe kommenden Reizdauer. Es ist auch nicht recht ersichtlich, warum eine Trennung durch eine solche Verquellung nötig sein sollte, da ich doch gelegentlich, wie bereits erwähnt, an vorzeitig abgefallenen Petalen beobachtet habe, daß ganz dicht oberhalb und an der Abgliederungsstelle zwischen den teilweise oder ganz isolierten Epidermiszellen der Trennungszone die Cuticula und die Außenschichten der Epidermis glatt durchrissen werden, Schichten also, die viel dicker sind als die kaum sichtbar zu machenden Mittellamellen! Irgend etwas von Verquellung der Membranschichten habe ich zudem niemals gesehen; das gleiche versichert übrigens Kubart (1906, S. 1500) für nicht vorzeitig abgefallene Petalen.

Sonach spricht alles dafür, daß die Trennung allein auf erneutem Membranwachstume oder allein auf Turgeszenzänderungen der wirksamen Zellen oder auf beidem beruht. Unter allen Umständen kann, scheint mir, nur eine allgemeine plötzliche Volumzunahme innerhalb der Trennungszone alle Beobachtungen verständlich machen[1]): Ohne eine solche bleibt es unerklärlich, warum manchmal zwischen zwei Epidermiszellen der Trennungszone etwas oberhalb der Abgliederungsstelle die ziemlich dicke Epidermisaußenwand zerrissen wird. Was die Annahme eines plötzlichen Membranwachstums betrifft, so glaube ich ja, in meiner Rankenarbeit gezeigt zu haben, daß ein solches schon sehr kurze Zeit nach einer Reizung möglich ist. Freilich müßte es bei den Petalen ganz anders, gewissermaßen disharmonisch in den einzelnen Elementen, einsetzen, die in den Membranen bestehenden Spannungen verändern und wenigstens in der Epidermisaußenwand auf die innersten Membranschichten beschränkt bleiben, um die Zellen voneinander loszusprengen. Im übrigen könnte es lediglich in einer Entspannung der Zellmembranen ohne Einlagerung neuer Substanz bestehen. Mohl hat tatsächlich bei abgefallenen Blütenblättern von *Liriodendron* (1860, S. 276) eine Vergrößerung, ein Wachstum der Trennungszellen beobachtet, ebenso Löwi (1907) bei Blättern, die mittels des „Schlauchzellenmechanismus" sich lostrennen. Wir

---

1) Die Schlafbewegungen der Blüten, die man z. B. bei Geranien und Erodien findet, haben keinen Einfluß auf die vorzeitige Entblätterung. Die Petalen fallen gleich schnell bei schlafenden und bei offenen Blüten, während der Öffnungs- und während der Schließbewegungen. Diese Bewegungen werden übrigens ausschließlich oder fast ausschließlich von den Geweben oberhalb der Trennungszone vermittelt.

wissen aber nicht, ob die so schnell vorzeitig fallenden Petalen nicht einem andern Mechanismus der Abtrennung folgen! Fast mehr für eine plötzliche Turgoränderung in den aktiven Zellen als für ein Membranwachstum sprechen nämlich die frappantesten Fälle vorzeitiger Entblätterung, wo die Petalen schon nach 25—50 Sek. fallen. Diese Turgoränderung könnte nach dem vorhin Gesagten nur eine plötzliche Turgorzunahme sein. Das hiermit verbundene Abrundungsstreben, das um so schneller und um so stärker sich geltend machen muß, je kleiner die Zellen sind, könnte die Mittellamellen zerreißen und die Epidermisaußenwände samt Cuticula sprengen. Zugunsten dieser Annahme könnte man die Tatsache anführen, daß Chloroform- und Ätherdämpfe, die bei ziemlich hohen Partiärpressungen, und zwar nur bei solchen, vorzeitige Entblätterung auslösen, nach Beobachtungen Pfeffers (1873, S. 64ff.) u. a. Forscher turgorerhöhend wirken. Kommt aber lediglich Turgorzunahme ohne Membranwachstum bei der Isolierung der Zellen in Betracht, so kann es keine transitorische sein. Denn ich habe selbst bei stundenlangen Beobachtungen der isolierten Zellen mit dem Okularmikrometer nach der Entblätterung keine Spur einer Volumverminderung feststellen können.

Die Tatsache, daß nur turgescente, aber nicht mehr welke Blüten sich vorzeitig entblättern, und daß feuchte Luft die Entblätterung begünstigt, kann selbstverständlich gar nichts zur Entscheidung der Frage beitragen, ob ausschließlich Membranwachstum oder nur Turgorschwellung oder beides die Petalen fallen macht.

Unter allen Umständen aber muß die Kleinheit der dabei wirksamen Zellen und die isthmusartige Verschmälerung der Petalbasen als sehr vorteilhaft erscheinen: je kleiner nämlich die Zellen, um so leichter und um so schneller wird eine auch nur geringe Volumänderung ihre Oberfläche wesentlich zu verändern trachten und hiermit eine Bedingung für die Isolierung der Zellen schaffen. So erscheint das Trennungsgewebe vom anatomisch-physiologischen Gesichtspunkte aus als ein zweckmäßig gebautes „Reaktions“-gewebe zur Vermittelung eines rapid schnellen, vorzeitigen Falles der Kronblätter.

Abschnitt IX. Diskussion der Tatsachen.

Wer Pflanzen sammelt, wird schon manchmal beobachtet haben, daß diese oder jene Art in der Botanisiertrommel schnell die

Kronen der Blüten fallen läßt. Diese ärgerliche Erscheinung dürfte nun ebenso wie die Beobachtung, daß auch in der freien Natur manchmal Blüten sich vorzeitig entblättern, eine einfache Erklärung finden. Hat es sich doch durch meine Untersuchungen gezeigt, wie außerordentlich leicht man durch recht verschiedene Mittel bei vielen höheren Pflanzen in sehr kurzer Zeit die Blütenblätter oder die verwachsenen Kronen vorzeitig zu Fall bringen kann: Chemische Einflüsse, wie Kohlensäure, Tabaksrauch, Leuchtgas, Chloroform, Äther u. a., Erwärmung, Erschütterung der Blüten haben sich als sehr wirksam erwiesen und zwar nicht etwa bloß bei einer geringen Anzahl nahe verwandter Formen, sondern bei einer großen Reihe beliebig herausgegriffener Gattungen aus verschiedenen Familien der Choripetalen- und der Sympetalenreihe. Nicht um eine passive Loslösung, um ein passives Abfallen der Kronen handelt es sich dabei, sondern um eine aktive Abtrennung, um eine Abstoßung eines völlig lebensfrischen, noch nicht völlig ausgewachsenen Organes, also um den Erfolg einer Lebenstätigkeit. Denn der Vorgang wird durch Wärmestarre, durch Starre infolge von Sauerstoffmangel, und, wie ich im Abschnitt VIII gelegentlich erwähnt habe, auch durch Wundreiz aufgehoben, solange die Starre nicht dem normalen Zustande wieder Platz gemacht hat.

Dieser Lebensvorgang hat so viele Eigenschaften mit den typischen Reizvorgängen gemein: die Nachwirkung des Anlasses, die Summationsfähigkeit unterschwelliger Reize, das Abklingen des Erregungszustandes, die Leitung von der Narbe zu den Petalen, daß man ihn direkt als Reizvorgang bezeichnen muß. In der Tat lassen sich die Beziehungen zwischen den Anlässen und der Entblätterungsreaktion kaum anders denn als auslösend vorstellen!

Ja diese neu entdeckten Reizvorgänge gehören überhaupt zu den auffälligsten, schnellsten und weitest verbreiteten, die es bei festgewachsenen Pflanzen gibt. Nur die seismonastischen Bewegungen der Blätter von *Mimosa* und *Dionaea*, von vielen Staubgefäßen und Griffeln sind ihnen in den beiden ersten Eigenschaften überlegen und kommen ihnen in der dritten vielleicht gleich. Aber schon den haptotropischen Bewegungen der Ranken laufen sie den Rang ab. So muß es fast wundernehmen, daß sie bisher verborgen geblieben sind. Die vereinzelten, in der Literatur erwähnten Fälle vorzeitiger Entblätterung von Blüten (nämlich *Geranium pusillum* durch A. Schulz, die plötzliche Reaktion bei *Verbascum* nach mehreren Autoren, bei *Cistus salviaefolius* nach Devaux) haben ja entweder keine oder eine andere und zwar falsche Deutung gefunden.

Diese Reizvorgänge bilden unter den übrigen Reizerscheinungen eine Sondergruppe, ebenso wie die nastischen oder tropistischen Bewegungen oder wie die Morphosen usw. Denn es handelt sich bei ihren Erfolgen um einen Vorgang eigener Art, der namentlich entwicklungsphysiologisch bedeutsam ist, nämlich um die plötzliche oder doch wenigstens sehr schnelle Abstoßung eines lebensfrischen Organes, eines Organes, das seine Entwicklung noch nicht abgeschlossen zu haben braucht und das ohne den äußeren Eingriff noch stunden- oder gar tagelang unter fortdauernder Vergrößerung am Organismus sich erhalten hätte. In der Tat muß man korrekterweise nicht von vorzeitigem Abfallen, sondern vom Abwerfen, Abstoßen der Krone sprechen. Denn die Entblätterungsreaktion wird in einer schon bei der allgemeinen Gewebedifferenzierung der Krone ausgebildeten Zone kleiner, isodiametrischer Zellen an der Grenze zwischen Krone und Blütenachse dadurch hervorgerufen, daß die lebenden Einzelelemente durch plötzliche und schnelle, dauernde Volumzunahme, sei es nun infolge von disharmonischem Membranwachstume oder von Membranentspannung, sei es durch Turgorzunahme unter Abrundung sich voneinander trennen. Zweckmäßig könnte es also, auch in Anbetracht der weiten Verbreitung dieser Reizreaktionen, ihrer Auffälligkeit und leichten Auslösbarkeit erscheinen, ebenso wie z. B. für die nastischen und tropistischen Krümmungen, einen besonderen Terminus für sie zu prägen. Man könnte z. B. diese Abstoßung ganzer lebender Organe, die durch Trennung lebender Zellen infolge eines Reizvorganges bewirkt wird, als Chorismus (von χωρίζειν trennen) bezeichnen und zwar als Nutations-Chorismus, falls er durch Membranwachstum, als Variations-Chorismus, falls er durch Turgoränderung der sich trennenden Zellen bewirkt werden sollte[1]).

---

1) Aus der entwicklungsphysiologischen Literatur ersehe ich, daß Roux (1896, S. 406) den Ausdruck „Cytochorismus" für das Tier geprägt hat. Er bezeichnet damit Trennung von Furchungs- und anderen Zellen innerhalb des intakt bleibenden Organismus, ohne Rücksichtnahme auf die Mechanik der Trennung und ohne daß die Trennung gerade durch einen Lebensvorgang vermittelt zu werden brauchte. Es wäre vielleicht praktisch, ganz allgemein als Chorismus einen solchen Reizvorgang, sei er nun durch Außen- oder Innenreize vermittelt, zu bezeichnen, durch welchen lebende Zellen infolge der Aktivität eben dieser Zellen voneinander isoliert werden. Hat dieser Reizvorgang die Loslösung ganzer lebender Organe vom Organismus zur Folge, so könnte man von Chorismus schlechthin reden, also von Chorismus der Petalen, Griffel, Blätter usw. Bleibt der Organismus aber intakt und trennen sich bloß lebende Zellen in dieser Weise in ihm oder zerfällt der Organismus in seine Einzelzellen, so könnte man den Terminus Cyto-

Welche Beziehungen bestehen nun aber zwischen den von mir aufgefundenen, recht verschiedenartigen Anlässen und der Entblätterungsreaktion? Daß diese Anlässe nicht einfach den Ablauf des gesamten Blühvorganges beschleunigen und hierdurch nur ganz indirekt die Entblätterung veranlassen, sieht man schon daraus, daß es allein die Kronblätter sind, die in nicht ausgewachsenem oder ausgewachsenem Zustande durch die wirksamen Außenfaktoren beeinflußt werden, während die übrigen Blütenteile nach der transitorischen Reizung ohne Störung sich in normaler Weise weiterentwickeln. Der Vorgang ist also hier ein ganz anderer, wie bei den Orchideenblüten, wo, wie ich früher zeigte, durch Verwundung der Narbe oder durch Bestäubung mit abgetötetem Pollen der gesamte Blühvorgang in allen seinen Teilen sich so umschaltet, daß die Weiterentwicklung abgebrochen wird und die Welk- und Absterbevorgänge der ganzen Blüte einsetzen. Von einer solchen Beeinflussung der gesamten Anthese ist auch in jugendlichen Blüten bei der Auslösung der Entblätterung keine Rede[1]). Dadurch unterscheidet sich der Chorismus der Petalen ganz wesentlich von den Vorgängen bei den Orchideenblüten, auch wenn man von der Verschiedenheit der Reaktionsmechanismen völlig absieht. Alles spricht dafür, daß die Entblätterung ein direkter Reizerfolg der wirksamen Anlässe nicht in der Gesamtblüte, sondern allein in den Petalen ist. Und zwar ein Reizerfolg ganz ähnlich direkt bewirkt wie die nastischen Schließbewegungen der Blütenblätter infolge von Wärme- und Lichtschwankungen, die ja nicht die Folge einer auf das Abblühen hinzielenden Umschaltung des ganzen Blühvorganges sind und deshalb auch nicht von dem Abblühen der Blüten begleitet zu werden brauchen. Gerade so wie für die Auslösung dieser „Schlaf"-bewegungen die übrigen Blütenteile außer den Petalen ganz unnötig sind, so ist auch die Anwesenheit solcher Teile keine Vorbedingung für das Zustandekommen der Entblätterung: Bei *Ge-*

---

chorismus anwenden. Ist dagegen kein Reizvorgang autonomer oder aitiogener Art bei der Trennung eines Organes vom Organismus oder bei der Trennung von Zellen oder kein solcher, bei dem die sich trennenden Zellen selbst aktiv sind, beteiligt, so sollte man auch nicht von Chorismus reden. Der Terminus Autotomie für die Selbstverstümmelung von Tieren bleibt wohl am besten für diesen Vorgang reserviert. Die Mechanik dieses Vorganges ist wohl stets von dem des Chorismus verschieden.

1) Dies gilt wenigstens für Erschütterung, transitorische Erwärmung und transitorische Behandlung mit CO_2 und Leuchtgas. Davon habe ich mich auch für letzteres durch besondere Versuche überzeugt.

ranium habe ich oftmals feststellen können, daß die Petalen auch in zerschnittenen Blüten noch reagierten, aus denen ich die Griffel, den größten Teil des Fruchtknotens, die Kelchblätter und die Staubgefäße herausgeschnitten hatte, ja daß die Entblätterung auch dann nicht ausbleibt, wenn man die Petalen dicht oberhalb ihrer Befestigungsstelle abschneidet. Ein Vergleich der Entblätterungsreaktion mit dem induzierten Abwelken der Orchideenblüten wäre, scheint mir, nur statthaft, wenn es gelänge, in letzteren ausschließlich die Petalen ohne Beeinflussung der Weiterentwicklung des Gynostemiums und der Gesamtdauer der Blüten durch irgend welche Anlässe welken zu machen. Für meine Auffassung spricht ferner die große Geschwindigkeit, mit der die Entblätterung auf die Reizung folgt: So habe ich ja als kürzeste Reaktionszeiten in CO_2 für *Verbascum thapsiforme* 30 Sek., für *Linum perenne* und *usitatissimum*, *Erodium ciconium*, *Borago officinalis* und *Verbascum Lychnitis* 1—2 Min., bei Erwärmung für *Linum-*, *Verbascum*-Arten, *Veronica chamaedrys* und *Borago* 25—60 Sek., nach Erschütterung bei *Verbascum* 45 Sek. bis 2 Min. gefunden.

Läßt man also meine Auffassung als berechtigt gelten, daß die Entblätterung eine ebenso direkt durch die wirksamen Faktoren ausgelöste Reizreaktion in den Blütenblättern ist wie die Photo- und die Thermonastie, so läßt sich unter Verwendung des Terminus Chorismus sagen: es gibt bei vielen Blüten einen Chemochorismus durch Kohlensäure und Leuchtgas, einen Thermochorismus und einen Seismochorismus. Ob die Entblätterung durch Tabaksrauch, Chloroform und Äther direkt dem Chemochorismus durch CO_2 an die Seite gesetzt werden kann und ebenso, ob es berechtigt ist, den Chorismus, der durch die Bestäubung und ihre Folgen ausgelöst wird, direkt den genannten Chorismen, im besonderen dem Chemochorismus, anzugliedern, läßt sich noch nicht klar übersehen. Dasselbe gilt für die Entblätterung der Blüten, die auf eine Verwundung der Griffel bei *Erodium Manescavi* folgt: es bleibt fraglich, ob man hier von einer Art Traumatochorismus durch Vermittelung einer Reizleitung reden darf. In allen diesen Fällen nämlich kann man zurzeit nicht sicher entscheiden, ob der vorzeitige Fall der Petalen nicht die Folge einer allgemeinen Umstimmung der Blüte, so wie bei den Orchideen, ist. Ein Traumatochorismus durch Verwundung der Petalen, des Blütenbodens, der Staubgefäße, der Kronenbasen ist mir bei keiner der untersuchten Arten vorgekommen. Ebensowenig habe ich trotz mannig-

facher Versuche einen Photochorismus, etwa durch plötzliche Belichtung oder durch plötzliche Verdunkelung beobachtet. Vielleicht gelingt es, ihn noch bei geeigneten Formen zu entdecken. Auch ein Hydrochorismus ist mir nicht begegnet, wenn auch Feuchtigkeit die Chorismen begünstigt, wie schon Wiesner (1902, S. 87) und Kubart (1906, S. 1501) bei nicht vorzeitig sich entblätternden Blüten gefunden haben. Ob Abkühlung wirksam ist, habe ich bisher ebensowenig untersucht wie die interessante Frage, ob ein Chemochorismus auch durch Substanzen ausgelöst wird, die in Wasser gelöst sind. Vielleicht also glückt es weiterhin, noch eine ganze Menge aitionomer Chorismen zu ermitteln.

Den durch Außenreize induzierten Chemo-, Thermo-, Seismo- und Traumatochorismen muß man ferner noch anschließen den Autochorismus, teils in vorzeitigem, teils in normalzeitigem Falle der Kronen sich äußernd, für den Innenreize verantwortlich zu machen sind.

Da es recht verschiedene äußere Anlässe sind, die die vorzeitige Entblätterung der Blüten auslösen, so wird man weiter zu untersuchen haben, ob es Eigenschaften gibt, die allen gemeinsam sind, Eigenschaften, die etwa für die Auslösung maßgebend sein könnten. Es liegt ja der Gedanke nahe, daß alle Anlässe durch eine Schädigung der Blüten wirken, oder besser gesagt nicht der Blüten, sondern der Petalen. Zunächst ist aber darauf hinzuweisen, daß mit dem bewertenden Begriffe „Schädigung“ in der Physiologie ebensowenig eine kausale Einsicht angebahnt werden kann wie mit dem Begriffe „pathologisch“. Zweitens aber löst nicht jede, bei genügend langer Dauer selbst tödlich verlaufende „Schädigung“ der Blüten den Chorismus der Petalen aus: die Blüten entblättern sich z. B. nicht in Ammoniakdämpfen. Ich habe solche Versuche mit mannigfachen Variationen, aber stets mit negativem Erfolge gemacht. Auch ist es wenig glaubhaft, daß eine Erwärmung auf 34—35° während weniger oder gar nur einer Minute (S. 220), eine kurzdauernde Übertragung in 5 % CO_2 oder gar eine nicht sehr heftige Erschütterung einer Infloreszenz die Blüten schon namhaft zu „schädigen“ vermöchte oder daß die unbestäubten Blüten endlich durch eine Selbstschädigung autonom sich entblättern. Man wird sich also darauf beschränken müssen, zu sagen, die Anlässe lösen ebenso wie bei anderen Reizreaktionen die Entblätterung durch irgendwelche Veränderungen im lebenden Systeme aus, und zu untersuchen, ob diese Veränderungen für alle Anlässe gleich

oder verschieden sind. Ein Urteil wird durch einen Vergleich ihrer Wirkungsweise in gewissem Grade möglich sein. Übereinstimmung herrscht zwar bei sämtlichen Formen insofern, als stets junge Blüten, welche Anlässe auch wirksam sind, ihre Kronen langsamer als alte vorzeitig fallen lassen. Diese Eigentümlichkeit beruht aber offenbar nur auf Verschiedenheiten in dem Reaktionsvermögen. Sonst aber findet man viele Unterschiede in der Reaktionsbefähigung und dem Reaktionsablaufe, wenn man die Wirkungen der einzelnen Anlässe miteinander vergleicht. So schon bei Leuchtgas und Kohlensäure! In Leuchtgas fallen auch die Petalen der jüngsten Blüten, z. B. bei *Geranium pratense*, *molle*, *pusillum* und *Robertianum*, während in Kohlensäure *G. molle* und *pusillum* die Petalen selbst der ältesten Blüten so gut wie gar nicht, *G. Robertianum* und *pratense* nur die der ältesten Blüten fallen lassen. Im Gegensatze zu CO_2 ist aber Leuchtgas nach meinen Beobachtungen, wenigstens in gleich geringen Mengen, wie sie bei *Geranium*-Blüten verwendet wurden, ohne deutlichen Einfluß auf die Blüten von *Verbascum thapsiforme* und *V. Lychnitis* sowie auf *Linum perenne*, *usitatissimum* und *alpinum*. Kohlensäure wirkt bedeutend schneller als Leuchtgas; zur Auslösung sind aber große Partiärdrucke nötig, während Leuchtgas schon in minutiösen Spuren verhängnisvoll ist. Endlich gibt es selbst an große Mengen CO_2 eine auffallend schnelle „Gewöhnung" (sie spricht auch gegen die „Schädigungs"-Hypothese!), nicht dagegen an sehr kleine Quantitäten Leuchtgas. Die sehr viel größeren Reaktionszeiten bei Einwirkung von Leuchtgas können natürlich nicht auf den Mangel des Reaktionsvermögens in den Petalen zurückgeführt werden: in CO_2 oder bei Erwärmung entblätterten sich ja gleich alte, ja noch jüngere Blüten stets schon nach einigen Minuten!

Dem Leuchtgas scheint der Tabaksrauch im wesentlichen zu entsprechen.

Ähnliche Verschiedenheiten wie zwischen Leuchtgas und Kohlensäure gibt es auch zwischen jedem von ihnen und Wärme, wenn auch in der Wirkung zwischen Kohlensäure und Wärme viele Übereinstimmung besteht. Doch reagiert z. B. *Geranium molle* bei Erwärmung, nicht aber in Kohlensäure. Das gleiche gilt für *G. pusillum*. Ferner gegen Erschütterung empfindlich ist *Verbascum*, aber nicht oder kaum die in CO_2 und in Wärme hervorragend reagierenden Blüten von *Linum*, *Erodium*, *Geranium* und *Borago*. Nach Bestäubung reagiert sehr schnell *Erodium Manescavi*, sehr

langsam der in Wärme viel reaktionstüchtigere *Borago*, gar nicht *Linum* und *Verbascum*. Alle diese Verschiedenheiten lassen sich wohl nur so verstehen, daß jeder Einfluß seine besondere Wirkungsart hat und daß es eine spezifisch verschiedene Empfindlichkeit gegen Kohlensäure, gegen Leuchtgas, gegen Erschütterung, Wärme usw. gibt, wenn auch die verschiedenen Anlässe sämtlich durch chemische Veränderungen in dem lebenden Systeme wirken dürften. Daß solche z. B. in den Petalen schon nach kürzester Dauer der Reizung, nämlich zum mindesten schon nach 1—2 Sek., tatsächlich vorkommen, werde ich später bei anderer Gelegenheit beweisen.

Da möglicherweise die Trennung der aktiv wirksamen Zellen allein durch Zunahme des Turgors bedingt wird, so könnte man daran denken, daß vielleicht irgendwelche im Zellsafte vorhandenen Körper durch die Anlässe einfach gespalten werden. So einfach ist der Vorgang aber sicher nicht. Das geht schon aus den Starren hervor.

Zu ermitteln bleibt ferner, worin eigentlich der Reizanlaß besteht: im Übergange in die neue Konstellation oder aber in der dauernden Einwirkung der Anlässe. Bei CO_2 scheint das erstere der Fall, wie die schnelle Gewöhnung zeigt. Leuchtgas und Tabaksrauch wirken dagegen vielleicht unabhängig vom Übergange. Besonders schwierig ist die Entscheidung für die Wärme. Daß schon kurze Erwärmung genügt, zeigen die Versuche mit intermittierender Reizung. Andere Versuche sind nicht entscheidend ausgefallen. Nämlich Blüten, die einige Zeit im Wärmekasten bei 35° gestanden hatten, entblätterten sich bei 43—45° ganz ebenso schnell wie die aus 16—20°. Und Blüten, die ganz allmählich im Thermostaten von 20° aus bis auf 44° erwärmt wurden während 20—40 Min., ließen ihre Petalen wenigstens zum Teil noch fallen. Bei den übrigen könnte schon Wärmestarre eingetreten sein.

Sehr interessant ist die Zunahme der „Empfindlichkeit", die man mit dem Altern der Blüten gegenüber verschiedenen Reizanlässen beobachten kann: so z. B. gegenüber Kohlensäure und gegenüber Wärme. Wie weit es sich um eine wirkliche „Empfindlichkeits"-Steigerung, wie weit nur um eine Interferenzerscheinung zwischen Abnahme der Reaktionszeit und eintretender Gewöhnung handelt, muß weiteren Überlegungen und Versuchen zu entscheiden überlassen bleiben.

Bei meinen Versuchen hat sich eine in wenigen Stunden sichtbare, höchst auffällige Wirkung der Laboratoriumsluft durch mi-

nutiöse Leuchtgasmengen gezeigt, die als neu zu den bisher bekannten, wie Hemmung des Wachstums, Beeinflussung der geotropischen und phototropischen Sensibilität und der Anthocyanbildung, den nastischen Bewegungen bei den Blättern von *Callisia* (Wächter 1905), endlich Welken der Blütenknospen und der Blüten bei der Nelke (Crocker und Knight Lee 1908) hinzukommt. Da Wächter Blattbewegungen bei *Callisia* auch durch Tabaksrauch wie ich Entblätterung bei Blüten erzielt hat und da selbst Atmungsluft infolge des Gehaltes an CO_2 wenigstens bei älteren Blüten wirksam ist, so sieht man, welche große Vorsicht künftighin bei physiologischen Versuchen nicht bloß bezüglich Leuchtgas nötig ist. Welche Bestandteile des Leuchtgases auf die Blüten wirken, habe ich nicht untersucht. Der Gehalt an CO_2 kommt jedenfalls nicht in Betracht.

Von besonderem Interesse erscheint mir endlich die Tatsache, daß einige Einflüsse durch Vermittelung der Griffel auf die Petalen auslösend einwirken: so namentlich die Verwundung der Griffel bei *Erodium Manescavi* und vielleicht auch der Pollen bei dieser Art und bei *Geranium pyrenaicum*. Durch diese Beobachtung bei *Erodium*, die freilich durch weitere Versuche noch zu vertiefen ist, ist etwas Ähnliches über die Bedeutung der Narbe bei den Dikotylen ermittelt wie früher von mir für die Orchideen, doch ist jene Beobachtung insofern noch interessanter, weil *Erodium* einen oberständigen Fruchtknoten hat. Es muß also der durch die Verwundung der Griffel veranlaßte Eingriff irgendwie durch den Fruchtknoten hindurch bis zu den Basen der Petalen geleitet werden[1]). Die Petalen selbst scheinen nicht gegen Verwundung empfindlich.

---

1) Kerner gibt in seinem Pflanzenleben (II, 1891, S. 286) an, eine Blüte von *Linum grandiflorum* habe sich bestäubt noch 35 Stunden, eine andere unbestäubt 80 Stunden gehalten, bei *Anagallis Philippi* sei die Krone einer bestäubten Blüte nach 4 Tagen, einer unbestäubten nach 6 Tagen abgefallen. Er zieht aus diesen Beobachtungen folgenden Schluß: „Man kann sich diese Erscheinung nur durch die Annahme erklären, daß die Veränderungen, welche durch die sich entwickelnden Pollenzellen in dem Gewebe der Narben hervorgerufen werden, sich von diesem ihrem ersten Angriffspunkte auf immer weitere Kreise erstrecken, daß von denselben schließlich auch die Blumenblätter betroffen werden, und daß durch die chemischen Umsetzungen und molekularen Umlagerungen, welche sich von dem Narbengewebe und von dem Fruchtknoten bis zur Blumenkrone fortgepflanzt haben, eine plötzliche Trennung des Zusammenhanges der Blumenblätter mit dem Blütenboden und eine ebenso plötzliche Veränderung im Turgor der Blumenblätter veranlaßt wird". Daß die Beobachtungen Kerners solche Folgerungen in keiner Weise rechtfertigen, liegt auf der Hand.

Die biologische Bedeutung der vorzeitigen, so schnellen Entblätterung vieler Blüten durch die verschiedenartigsten Einflüsse ist mir nicht klar geworden. Ich möchte es beinahe bezweifeln, daß es überhaupt eine solche gibt. Ein Vorteil könnte den Formen wohl nur dadurch eventuell erwachsen, daß die Blüten sich bald nach der Bestäubung entblättern. Aber gerade dies ist merkwürdigerweise bei vielen, sonst äußerst reaktionstüchtigen Blüten, wie *Linum perenne*, *usitatissimum* und *Verbascum*, nicht der Fall. Vielleicht also sind die aitionomen Chorismen der Petalen ebenso zu bewerten wie viele andere Reizvorgänge, deren Bedeutung man biologisch nicht begreifen kann! Denkbar wäre es, daß die Petalen auf CO_2, Erwärmung, Erschütterung usw. vorzeitig einfach deshalb reagieren, weil eine in dem Chorismus sich äußernde Reaktionsbefähigung, die nach Ablauf der Blütendauer autonom in Anspruch genommen wird, um die Petalen abzustoßen, schon frühzeitig vor oder bei Beginn der Anthese sich ausbildet. Von großem Interesse wäre also die Frage, ob nicht bei allen Arten, bei denen die Petalen lebensfrisch abfallen, wenigstens am Ende der Anthese, kurz vor der autonomen Entblätterung, eine Empfindlichkeit der Petalen gegen verschiedene Außenreize besteht. Eingehendere Erfahrungen darüber fehlen mir zwar, doch sprechen manche Beobachtungen gegen diese Annahme.

Sieht man also auch die biologische Bedeutung der Chorismen nicht ein, so versteht man durch meine Untersuchungen doch, wie es kommt, daß an schönen, sonnigen Sommertagen die besonnten *Linum-*, *Erodium-*, *Helianthemum*-Stöcke u. a. so früh am Morgen ihre „Blüten“ verlieren. Eine Erwärmung der Petalen auf 35^0 wird bei lebhaft gefärbten Kronblättern leicht möglich sein. So entsteht die Frage, ob große Empfindlichkeit von Blüten gegen Erwärmung (oder auch CO_2) nicht vielleicht Einfluß auf die Lebensweise mancher Pflanzen gewonnen hat, indem sie diese von solchen Standorten fernhält oder verdrängt, auf denen infolge des Thermochorismus und des dadurch bedingten Fortfalles eines wichtigen Anlockungsmittels die Blüten unbefruchtet bleiben.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß die von mir aufgefundenen aitiogenen Chorismen vielleicht einiges neue Licht auf andere Abstoßungsvorgänge bei Pflanzen zu werfen geeignet sind. Solche sind ja sehr weit verbreitet: Blätter, Zweige, Internodien, Früchte, männliche und unbefruchtete Zwitterblüten, Winterknospen, Brutknospen, Staubgefäße, Griffel u. a. Organe

lösen sich im normalen Entwicklungsverlaufe vom Organismus los und zwar meist auch so, daß lebende Zellen innerhalb einer Trennungszone sich voneinander trennen: Zwar wird bei Blättern und Internodien häufig erst kurze Zeit vor der Trennung durch Zellteilungen eine besondere Trennungsschicht differenziert; Regel ist dies indessen durchaus nicht (Mohl 1860, S. 276, Tison 1900, S. 264, Kubart 1908), nicht einmal, scheint's, für Laubblätter (siehe auch von Bretfeld 1879/81). Gewiß wird man berechtigt sein, viele dieser Vorgänge als eigentliche Chorismen zu bezeichnen. Übereinstimmung herrscht zwischen ihnen und der Abstoßung der Petalen auch darin, daß sie sich vielfach vorzeitig oder überhaupt erst durch äußere und zwar, scheint's, recht verschiedenartige Eingriffe hervorrufen lassen. Man denke nur an die vielen Anlässe des vorzeitigen Falles selbst noch nicht völlig ausgewachsener Blätter, die namentlich Wiesner in einer Reihe von Arbeiten uns kennen gelehrt hat: bald soll Trockenheit, bald feuchte Luft, bald Hitze, bald Kälte die maßgebende Bedingung sein. Die Entblätterung kann schon nach wenigen Tagen, z. B. bei *Gymnocladus* im feuchten Raume schon nach 48 Stunden (Mohl 1860, S. 273), erfolgen. Auch andere Organe werden offenbar durch recht verschiedene Umstände zur Lostrennung veranlaßt: Internodien von *Ephedra graeca* und *Viscum album* lösten sich im dampfgesättigten Raume voneinander (Molisch 1886, S. 149), die von *Crassula* in verhältnismäßig trockener Zimmerluft (S. 151), bei *Goldfussia* im feuchten Dunkelraume (S. 163) und in $2^1/_2$ % Oxalsäurelösung (Wiesner 1905, S. 56), bei *Begonia ascotiensis* (Molisch 1886, S. 166) in Dunkelheit. *Abutilon* wirft die Blütenknospen nach Eintopfung (Molisch S. 158), *Begonia tuberosa* Blüten und Blütenknospen in warmen, geheizten Zimmern (Molisch S. 158). *Azolla* stößt alte Wurzeln verhältnismäßig leicht ab durch sehr verschiedenartige Einflüsse (Pfeffer 1886), *Ligustrum* die reifen Beeren im Dunkeln (Molisch 1886, S. 166). Ja selbst Kohlensäure und Leuchtgas scheinen so zu wirken: Brown und Escombe (1902, S. 406 ff.) fanden, daß *Nicotiana*, *Cucurbita* und *Fuchsia* Blütenknospen, *Impatiens platypetala* die Blätter und die Internodien schon in Luft mit 0,114 % CO_2 abstießen. Demoussy (1903) freilich schreibt diese Wirkungen Verunreinigungen der Kohlensäure zu, da er bei Verwendung gereinigter CO_2 solche Erfolge selbst bei viel höheren Konzentrationen nicht erzielte. Furlani (1906) fand den Blattfall sowohl durch Entzug der CO_2 wie bei

1,5—4 % CO_2 beschleunigt. Brizi (zit. nach Sorauer 1909, S. 738) erzielte durch Acetylen Entblätterung bei *Evonymus japonicus*, Lorbeer und Weinstock, Shonnard (1903, zit. nach Crocker u. Knight 1908) durch Leuchtgas bei der Zitrone. Ich selbst habe bei *Mimosa pudica*, bei der sich, wie ich bei früheren Untersuchungen beobachtet hatte, leicht vorzeitige Abstoßung der Fiederblättchen hervorrufen läßt, in Leuchtgasatmosphäre schon nach 2—3 Tagen die Fiederblättchen, die Fiederstrahlen und die Hauptblattstiele, desgl. die Infloreszenzstiele abstoßen sehen.

Was aber alle diese vielleicht sämtlich als Chorismen zu bezeichnenden Fälle nicht unwesentlich von der vorzeitigen Abstoßung der Blütenblätter unterscheidet, ist nach den vorliegenden Angaben zweierlei: erstens die Länge der zur Abstoßung nötigen Zeit (ein bis viele Tage) und zweitens der Umstand, daß nach allgemeiner Annahme es sich bei jenen Abstoßungsvorgängen nicht um eine so direkte Reizwirkung der Anlässe zu handeln scheint wie bei den Blüten. Bei den Blättern z. B., die vorzeitig fallen, nimmt Wiesner wohl mit Recht an, daß durch die wirksamen Anlässe zunächst die Lebenstätigkeit der Blätter beeinflußt und indirekt erst dadurch die Abtrennung eingeleitet wird. So denken sich auch Brown und Escombe die Abstoßung von Organen in CO_2-haltiger Luft dadurch ganz indirekt bewirkt, daß die CO_2 die Ernährungstätigkeit der Blätter stört. Die indirekte Verknüpfung der Abstoßungsreaktion mit den Außenanlässen tritt dann besonders deutlich hervor, wenn wie so oft zunächst ein Trennungsgewebe durch Zellteilungen gebildet werden muß!

Nach meinen Beobachtungen erhebt sich nun aber die Frage, ob nicht doch manchmal die Anlässe auch bei diesen Chorismen direkt auf die Zellen der Pflanze so wirken, daß sie sich in besonders reaktionsfähigen Gewebeschichten voneinander isolieren und zwar schon in sehr kurzer Zeit: in wenigen Minuten oder Sekunden. Man denke auch an die Beobachtung von O. Richter, daß Kampfer, Naphthalin, Thymol, Benzol, Chloroform, Äther u. a. bei der Kartoffel völligen Zerfall des Gewebes in die lebenden Einzelzellen, freilich nicht in so kurzer Zeit, hervorrufen! Bei *Mimosa pudica*, dem einzigen verwendeten Objekt, habe ich bisher mit CO_2, Wärme, heftigen Erschütterungen nur negative Ergebnisse gehabt.

Und ferner wird zu untersuchen sein, ob nicht vielleicht dann und erst dann, wenn durch verschiedenartige Anlässe die Reaktionsbefähigung geweckt ist, durch plötzliche Einwirkung ge-

wisser Einflüsse eine äußerst schnelle Abstoßung der Organe ausgelöst werden kann. Vielleicht spielt diese plötzliche Reaktion in den herbstlichen Laubfall hinein, wenn nach plötzlichen Temperaturschwankungen morgens die Blätter in großer Menge abgestoßen werden.

Das wichtigste Ergebnis meiner Beobachtungen in reiz- und entwicklungsphysiologischer Hinsicht scheint mir jedenfalls der Nachweis, daß schon in äußerst kurzer Zeit durch recht verschiedene Anlässe lebende Zellen durch einen eigentümlichen Reizvorgang sich voneinander trennen lassen. Möglich, daß auch in vielen Fällen, wo nicht ganze Organe abgestoßen werden, sondern nur Zellschichten von Zellschichten oder Zellen von Zellen sich trennen, etwas derartiges im Spiele ist, namentlich wenn die Trennung plötzlich eintritt wie bei der Eröffnung der Antheren, mancher Archegonien usw. Sollte diese Isolierung allein auf Turgorsteigerung beruhen, so könnte man mit dieser Reizreaktion vielleicht die plötzliche Schwellung der Lodiculae bei der Auslösung der Anthese beim Getreide vergleichen, falls hier wirklich ein Reizvorgang vorliegt (Tschermak 1904). Wie vorsichtig man freilich bei der Beurteilung der Trennungsmechanik lebender Zellen sein muß, ist schon daraus ersichtlich, daß durch recht verschiedenartige Vorgänge gleiches erzielt werden kann. Man denke nur an Beneckes (1893) Analyse des Zerfalls der Konjugatenfäden in die Zellen, an Tisons Behauptung (1900, S. 266), daß bei Blättern die Abstoßung häufig die Folge einer Verschleimung der Mittellamellen sei und an Löwis (1907) Entdeckung des „Schlauchzellenmechanismus“. So muß man vielleicht sogar darauf gefaßt sein, daß nicht einmal immer sämtlichen aitionomen Chorismen der Petalen die gleiche Mechanik zugrunde liegt. —

Ich hoffe, meine früheren Untersuchungen an Orchideenblüten und die jetzigen über aitionome Chorismen haben wieder einmal gezeigt, wie viel noch auf dem Gebiete der Blütenphysiologie sich tun läßt, auf einem Gebiete, das durch die Bearbeitung der Bestäubungseinrichtungen und die fast ausschließlich teleologische Betrachtungsweise bei der Betrachtung der Blüten viele Jahre über Gebühr in den Hintergrund gedrängt worden ist.

Abschnitt X. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Bei Blüten, deren Petalen am Ende der Anthese völlig frisch und turgeszent abfallen, kommt es vor, daß sie sich vorzeitig entblättern, noch ehe die Narben konzeptionsfähig geworden sind. Im Anschluß an diese Beobachtungen bei *Geranium pyrenaicum* habe ich mir in dieser Arbeit die Aufgabe gestellt, diese Erscheinung genauer zu studieren.

Meine Untersuchung lehrte eine große Anzahl sehr verschiedenartiger Anlässe kennen, die die vorzeitige Abstoßung der Kronen bei vielen Chori- und Sympetalen, und zwar vielfach in geradezu verblüffend kurzer Zeit: in wenigen Sekunden oder Minuten, auslösen.

Stets entblättern sich ältere Blüten schneller als jüngere, bei denen die Petalen in noch unausgewachsenem Zustande abgestoßen werden. Es gibt Gewächse, deren jüngste, gerade erst aufgeblühte Blumen schon reagieren. Bei anderen tritt die Reaktion erst an den alleraltesten, dem Ende der Blütendauer nächsten Blüten ein. Zahllose Übergänge finden sich zwischen beiden Gruppen.

Vorzeitige schnelle Abstoßung der lebensfrischen Kronen habe ich beobachtet

I. durch chemische Einflüsse, wie

A. Laboratoriumsluft infolge von Leuchtgasspuren. Reaktionszeit bei *Geranium pyrenaicum* 2—6 Stunden, je nach Alter der Blüten. Alle untersuchten Geraniaceen ließen vorzeitig die Petalen fallen, selbst an den allerjüngsten Blüten. Blumen anderer Familien reagierten nicht.

B. besonders Kohlensäure. Dieser Faktor ruft viel schnellere Reaktion hervor als Leuchtgas. Bei *Geranium pyrenaicum* betrugen die kürzesten Reaktionszeiten bei den ältesten Blüten mit empfängnisfähigen Griffeln 3—12 Min. (meist 5—8 Min.), bei den jüngsten 18—250 Min. (meist 25—35 Min.).

Mit dem Alter der Blüten nimmt die „Empfindlichkeit" gegen CO_2 bedeutend zu. Alte Blüten reagieren schon aut 4—5 %, so auch in menschlicher Expirationsluft, woraus ersichtlich, daß schon Verunreinigungen der Laboratoriumsluft durch CO_2 für die Pflanzen nicht belanglos sind! Die maximale Entblätterungsgeschwindigkeit wird bei alten Blüten von *G. pyrenaicum* mit spreizenden Griffeln schon erreicht in ca. 10 % CO_2, bei ganz jungen erst in 40—50 % CO_2.

An Kohlensäure tritt im Gegensatze zu Leuchtgas ziemlich schnell Gewöhnung ein. Dagegen gibt es, scheint's, kaum eine CO_2-Starre.

Reaktionsfähigkeit gegen Kohlensäure fand ich bei höheren Pflanzen weit verbreitet. Dabei beobachtete ich fabelhaft kleine Reaktionszeiten, z. B. bei *Verbascum thapsiforme* 30 Sekunden; bei *Linum perenne* und *usitatissimum*, *Erodium ciconium*, *Borago officinalis* und *Verbascum Lychnitis* 1—2 Minuten.

C. Tabaksrauch. Wirkt wie Leuchtgas schon in ganz geringen Mengen.

D. Chloroform- und Ätherdämpfe in hohen Partiärpressungen.

E. Salzsäuredämpfe.

II. durch thermische Einflüsse.

Bei *Geranium pyrenaicum* entblättern sich die Blüten nur dann, wenn man sie auf über 40° erwärmt. Nur die ältesten lassen die Petalen schon in 37—39° fallen. Die kürzesten Reaktionszeiten betragen 2½ Minuten, bei ganz jungen Blumen 6—10 Minuten. Dampfsättigung der Luft hat großen Einfluß auf die Reaktionszeiten. In nicht gesättigter Luft sind sie viel größer als angegeben. In warmem Wasser tritt die Reaktion besonders schnell ein.

Auch die Reaktionsbefähigung auf Erwärmung ist bei vielen Pflanzen, häufig mit äußerst kleinen Reaktionszeiten, ausgebildet: z. B. 25—60 Sekunden bei *Linum*-Arten, *Borago officinalis*, *Verbascum*-Arten, *Veronica chamaedrys*.

Bei *Erodium Manescavi* und *Linum perenne* genügt schon Erwärmung auf 33—34° zur vorzeitigen schnellen Abstoßung der Petalen.

III. merkwürdigerweise auch durch Erschütterung.

So bei *Verbascum*-Arten. Reaktionszeit bei *V. thapsiforme* 45 Sekunden bis 5 Minuten (meist 1—3 Minuten).

Sonst nur noch bei wenigen geprüften Pflanzen, wie *Veronica chamaedrys*, *V. gentianoides*, *V. crassifolia*, *Cistus salviaefolius* und *monspeliensis* beobachtet.

IV. Vorzeitige Entblätterung der Blumen in sehr kurzer Zeit läßt sich aber bei manchen Pflanzen auch auslösen durch die Bestäubung. Bestäubte Blumen von *Geranium pyrenaicum* lassen

schon nach 1—1½ Stunden, solche von *Erodium Manescavi* gar schon nach 40—60 Minuten die Petalen fallen. *Borago officinalis* stößt die Kronen erst nach 2½—7 Stunden ab. Sehr eigenartig ist die Tatsache, daß Blumen, die so überaus reaktionsfähig bei Erwärmung oder in CO_2 sind, wie *Linum perenne, L. usitatissimum, L. alpinum* und *Verbascum thapsiforme*, durch die Bestäubung nicht auffällig beeinflußt werden.

V. Von ganz besonderem Interesse ist die Beobachtung, daß bei *Erodium Manescavi* sogar Verwundung der Griffel die Petalen fallen macht und zwar ebenfalls nach 30 - 100 Minuten. Das ist der erste Fall aus einer anderen Familie wie der der Orchideen, bei dem sich der Nachweis erbringen läßt, daß die Narbe in der Blüte eine besondere physiologische Bedeutung neben ihrer Bestimmung als Pollenabladeplatz hat. Er ist besonders merkwürdig, weil *Erodium* einen oberständigen Fruchtknoten hat. —

Die vorzeitige Entblätterung der Blüten ist ein Lebensvorgang. Denn sie bleibt aus, solange die Blüten wärmestarr, starr durch Sauerstoffmangel sind.

Sie ist aber auch ein Reizvorgang. Denn es gibt eine Nachwirkung z. B. der Wärme; die Präsentationszeit beträgt in 45° bei ganz alten Blüten 30—60 Sekunden, für ganz junge 2—3 Minuten, d. h. ⅓—½ der Reaktionszeiten. Es gibt auch eine Summation unterschwelliger Einzelreize und ein völliges Abklingen der induzierten Erregung. Eine dauernde Nachwirkung einer Erwärmung von etwas kürzerer als Präsentationszeitdauer besteht nicht.

Die Abtrennung der Petalen erfolgt in einem schon bei der allgemeinen Gewebedifferenzierung ausgebildeten, meist kleinzelligen Gewebe an der Basis der Petalen dadurch, daß die lebenden Zellen sich trennen. Diese Trennung ist wohl kaum Folge einer Verquellung der Mittellamellen. Mit ihr verbunden ist eine allgemeine Volumzunahme des Trennungsgewebes. Letztere beruht entweder auf plötzlichem disharmonischem Membranwachstume oder ausschließlich auf plötzlicher, bleibender Turgorerhöhung oder auf beidem. Das Trennungsgewebe erscheint als ein recht zweckmäßig gebautes Reaktionsgewebe.

Alle meine Beobachtungen sprechen dafür, daß die vorzeitige Abstoßung der Krone nicht eine Folge der Beschleunigung oder einer Umschaltung der ganzen Blühvorgänge ist. Die Entblätterung ist vielmehr ein direkter Reizerfolg der wirksamen Anlässe, ebenso wie die Schlafbewegungen der Petalen, die durch Licht- oder

Wärmeschwankungen ausgelöst werden. Nennt man also die Abstoßung eines Organes, die durch Trennung lebender Zellen infolge eines Reizvorganges bewirkt wird, meinem Vorschlag entsprechend Chorismus des Organes, so gibt es einen Chemo-, Thermo-, Seismochorismus, gerade wie Chemo-, Thermo-, Seismonastie; daneben auch einen Autochorismus.

Die als wirksam nachgewiesenen Reizanlässe rufen die Entblätterung nicht durch eine „Schädigung" der Blüten hervor. Jeder Anlaß hat vielmehr seine besondere Wirkungsart und offenbar gibt es eine spezifisch verschiedene Empfindlichkeit der Petalen gegen Kohlensäure, gegen Leuchtgas, gegen Erschütterung, Wärme usw.

Biologische Bedeutung haben die aitionomen Chorismen wohl nicht. Dagegen sind sie vielleicht manchmal von Einfluß gewesen auf Beschränkung der Blütezeiten oder die Auswahl der Standorte.

Von besonderem Interesse scheint mir in entwicklungsphysiologischer Hinsicht der Nachweis, daß schon in äußerst kurzer Zeit durch recht verschiedene Anlässe lebende Zellen oder ganze Organe vermittelst eines eigentümlichen Reizvorganges sich voneinander trennen lassen. Ich habe darauf hingewiesen, in welcher Hinsicht aus dieser Entdeckung neue Fragestellungen für die sonstigen Abstoßungsvorgänge entspringen, die es sonst bei Pflanzen in so großer Zahl gibt.

Straßburg i. E., Botanisches Institut, im September 1910.

Zitierte Literatur.

1898. Benecke, W., Mechanismus und Biologie des Zerfalles der Conjugatenfäden in die einzelnen Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, S. 453 ff.

1879/81. Bretfeld, von, Über Vernarbung und Blattfall. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1879/81.

Brizi, U., Sulle alterazioni prodotti alle piante coltivate dalle principali emanazioni gasose degli stabilimenti industriali. Staz. sperim. agrar. ital., Vol. 36.

1902. Brown, H. T. u. Escombe, F., The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. Proceed. roy. soc., London, Vol. 70, p. 397 ff.

1908. Crocker, W. u. Knight Lee, I., Effect of illuminating gas and ethylene upon flowering carnations. Bot. Gazette, Vol. 46, p. 259 ff.

1877. Darwin, Ch., The different forms of flowers on plants of the same species. London, 1877.

1903. Demoussy, E., Sur la végétation dans les atmosphères riches en acide carbonique. Compt. rend. Acad. sc. Paris, Vol. 136, 1903, p. 325 ff.

1902. Devaux, M., Sur un mouvement provoqué chez les fleurs du *Cistus salviaefolius*. Compt. rend. soc. Linnéenne de Bordeaux, 1902, S. 107 ff.

1906. Furlani, I., Über den Einfluß der Kohlensäure auf den Laubfall. Österr. bot. Zeitschr., Bd. 56, 1906, S. 400 ff.

1844. Gärtner, C. F., Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart, 1844.

1865. Hildebrand, F., Experimente zur Dichogamie und zum Dimorphismus. Bot. Zeitg., Bd. 23, 1865, S. 1 ff.

1891. Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben, II. Bd., Leipzig, 1891.

1906. Kubart, B., Die organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die Mohlsche Trennungsschichte. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Cl. I, Bd. 115, 1906, S. 1491 ff.

1907. Löwi, E., Untersuchungen über die Blattablösung und verwandte Erscheinungen. Ebenda, Bd. 116, 1907, S. 983 ff.

1895. Martelli, U., On the cause of the fall of the corolla in *Verbascum*. Journ. of the Linn. soc. Botany, Vol. 30, p. 316 ff.

1860. Mohl, H. von, Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. Bot. Zeitg., Bd. 18, 1860, S. 271 ff.

1886. Molisch, Hans, Untersuchungen über Laubfall. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl. I, Bd. 93, 1886, S. 148 ff.

1873. Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen, Leipzig, 1873.

1886. — Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Tübing. Untersuch., II.

1885. Reiche, C., Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüthen während der Entwickelung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, S. 638 ff.

Richter, O., Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika. Lotos, Bd. 56, Heft 8.

1896. Roux, W., Über die Selbstordnung (Cytotaxis) sich „berührender" Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zelltrennung und Zellgleiten. Arch. f. Entwicklungsgesch., Bd. 3, S. 381 f.

1902. Schulz, A., Beiträge zur Kenntniss des Blühens der einheimischen Phanerogamen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20, S. 526 ff.

1903. Shonnard, F., Effect of illuminating gas on trees. Dept. ot publ. works,, Yonkers, N.-Y., S. 48 ff.

1909. Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, III. Aufl., Bd. I.

1900. Tison, A., Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Mém. soc. Linn. de Normandie, Vol. 20, 2. ser., 4 vol., p. 125 ff.

1904. Tschermak, E., Über künstliche Auslösung des Blühens beim Roggen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22, 1904, S. 445 ff.

1902. Wiesner, J., Biologie der Pflanzen, 2. Aufl., Wien, 1902.

1905. — Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 49 ff.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band XLIX.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns.

I. Die Kerne von Antithamnion cruciatum f. tenuissima Hauck und Antithamnion plumula (Ellis) Thur.

Von

Jos. Schiller (Triest).

Mit Tafel I und II und 15 Textfiguren.

Durch das Studium der marinen Algen hatte ich oft Gelegenheit, ihre sehr merkwürdigen Kernverhältnisse kennen zu lernen. Die Frage nach den genetischen und physiologischen Beziehungen zwischen Zellkern und Plastiden resp. Chromatophoren verlangte ein eingehenderes Studium der Zellen und Kerne der höheren Pflanzen. Durch günstige Umstände an der k. k. zoologischen Station sowie durch an der Anstalt arbeitende fremde Forscher bot sich Gelegenheit, tierische Zellen aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Das Gesehene drängte mich ganz entschieden auf die Seite jener Forscher, die den Kern als den wichtigsten Bestandteil der Zelle ansehen[1]). Da es gelang, auch die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkerne zu verfolgen, konnte ich in der zitierten Studie die Bedeutung und dominierende Stellung des Kernes stärker betonen als dies bisher unter den Botanikern geschah. Auch Haberlandt[2]) hat in der letzten Auflage seiner Physiologischen Pflanzenanatomie[2]) einer modernen Auffassung der Bedeutung des Kernes Ausdruck gegeben.

Beim Studium der sich mit physiologischen Kernfragen beschäftigenden Literatur zeigte es sich, daß wenige, sichere Beispiele

---

1) Jos. Schiller, Die Bedeutung des Kernes auf Grund neuerer Untersuchungen. Jahresber. d. k. k. Staatsrealschule in Triest, 1908/09).

2) Leipzig 1909, S. 21 f.

von normalen vegetativen Zellen bekannt sind, in denen der Kern durch seine Lage, seine Gestalt, seinen Bau und seine Tätigkeit einwandfrei seine Bedeutung selbst klar demonstriert.

Hierfür schienen mir zunächst die in einfach gebauten jungen Sprossen vorhandenen Kerngenerationen zweckentsprechend zu sein, die sich oft durch weite Strecken hin in deutlichen Zellreihen verfolgen lassen. Da aber die einzelnen Zellen solcher Reihen von den Nachbarzellen in einer uns noch ziemlich unklaren Weise beeinflußt werden (beispielsweise können wir über die Richtung der zuströmenden organischen und anorganischen Substanzen nichts Sicheres sagen), gab ich dieses Untersuchungsmaterial vorderhand bald ganz auf, da mir für meine ersten Untersuchungen Fadenalgen und ähnlich gebaute Pilze geeigneter schienen. So erwies sich die Rhodophyceen-Gattung *Antithamnion* als für obige Zwecke sehr geeignet unter den Algen.

Bei dieser Pflanze ist bekanntlich ein fadenförmiger Thallus vorhanden, der aus ziemlich großen, nackten Zellen besteht, die nahe ihrem oberen Ende gegenständige oder wirtelige Kurztriebe abgeben. Die Kerne der Zellen der Fadenachse sind alle genetisch gleichwertig und lassen sich von der Scheitelzelle bis hinab zur Basis in allen Stadien auf das beste verfolgen, da die einzelnen Entwicklungsstadien der Kerne wie an einer Schnur aneinander gereiht folgen. Bei der Untersuchung suchte ich der Hauptsache nach folgende Fragen zu beantworten:

1. Welche Form und Größe besitzen die Kerne der aufeinander folgenden Zellen der Hauptachse und der eventuellen Nebenachsen (Langtriebe, Kurztriebe)?
2. Welchen Bau und Inhalt zeigen jene Kerne?
3. Wie verhalten sie sich gegenüber Verdunkelung und Reagentien?
4. In welchem physiologischen Zusammenhange mit der Zelle steht Lage, Form und Inhalt der Kerne?

Die spezielle Untersuchung erstreckte sich auf zwei Spezies der Gattung *Antithamnion,* nämlich *A. cruciatum* (Ag.) *f. tenuissima* Hauck Herbar und *A. plumula* (Ellis) Thur. Erstere Pflanze stammt aus einer Kultur, die ich seit April 1908 besitze und die gut gedeiht; letztere sammelte ich von Ende Februar bis Ende No-

vember in regelmäßigen Zwischenräumen im Golfe von Triest an einer bestimmten Stelle beim Triester Leuchtturm.

Meine Hoffnung, die Kerne lebend studieren zu können, mußte ich aufgeben, da sie von den intensiv gefärbten Chromatophoren verdeckt werden und trotz Anwendung verschiedener Hilfsmittel doch nicht scharf und in ihrem ganzen Umfange zu sehen sind. Als gute Fixierung für Rotalgen wende ich seit einiger Zeit besonders ein Gemisch von gleichen Teilen absolutem Alkohol und konz. Sublimatlösung in Aqua destillata an und füge auf je 100 ccm 3 ccm konz. Eisessig hinzu. Darin bleiben die Algen durch 10—20 Min., worauf mehrmaliges Waschen in Alkohol von zunächst 50 %, dann 30 % erfolgt. Aus diesem gelangen sie auf 2 Stunden in Jodmeerwasser, um das Sublimat ganz zu entfernen. Das Jod wurde in 30 % Alkohol ausgewaschen. Darin blieben zugleich die Algen solange, bis sie ungefärbt erscheinen. Nach Abspülen in destill. Wasser erfolgte die Färbung in Hämatoxylin nach Delafield (bezogen von Grübler) in der Weise, daß zu je 2 ccm der Farblösung 5 ccm destill. Wasser gegeben wurden. Hierin blieben die Objekte durch 5 Stunden, worauf Auswaschen in Leitungswasser und sodann die Differenzierung in schwacher Salzsäure in üblicher Weise vorgenommen wurde. Der Kern erscheint danach sehr schön und distinkt gefärbt. Auch Eisenhämatoxylinfärbung ergab gute Resultate.

A. *Antithamnion cruciatum f. tenuissima.*

I. Die Stämmchen und Langtriebe.

Wie schon Schmitz[1]) nachwies, enthält diese früher zu *Callithamnion* eingereihte Gattung in jeder Zelle nur einen einzigen Kern. Dieses Verhalten ist um so auffälliger, wenn man die sonstigen weitgehenden morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Übereinstimmungen der beiden Gattungen berücksichtigt. Bei der Gattung *Callithamnion* in der jetzigen Umgrenzung sind die Kerne meist klein und von typischem Bau. Ein einziger Nukleolus ist fast Regel. Das gilt auch für *Seirospora Griffithsiana* Harv. (*Callithamnion scirospermum* Griff.).

---

1) O. Schmitz, Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzungsber. d. niederrheinischen Gesellsch. in Bonn, erschienen in den Verhandl. des naturh. Ver. der preuß. Rheinlande u. Westfalen, 1880, Sitzungsber. S. 125.

Betrachten wir in der Scheitelzelle und den nächstfolgenden Zellen den Kern, so läßt sich konstatieren, daß er einen großen Teil der Zelle ($^2/_3$—$^1/_2$ des Vol. der Zelle) ausfüllt, daß er von annähernd kugliger Gestalt ist und keine scharfe Umgrenzung gegen das Plasma besitzt (Taf. I, Fig. 1, Scheitelzelle). In der Scheitelzelle sowie in den fünf folgenden Zellen der sich entwickelnden Fadenachse ist der Kern ringsum von Plasma umgeben, das auch die Zelle selbst vollständig ausfüllt. In den darauf folgenden, bis ungefähr zur 12. Zelle der Achse entstehen allmählich Vakuolen, so daß das Zellinnere von Plasmasträngen durchzogen erscheint, die an den Kern herantreten. Da aber eine eigentliche Kernmembran fehlt, so treten Kernsubstanz und Zellplasma in unmittelbare Berührung.

Der Kern der Scheitelzelle ist kuglig oder eiförmig, ohne jede bei 1200 × Vergrößerung sichtbare Membran. Sein dichter Inhalt erscheint fein gekörnelt; ein eigentliches, bei jener Vergrößerung sichtbares Kernreticulum ist nicht vorhanden. Der Nukleolus ist sehr groß und dicht. Er färbt sich intensiv; ein Hof ist niemals vorhanden. Seine Lage hat der Kern immer am unteren Ende in jener Partie der Zelle, in welcher die Teilung erfolgt (Taf. I, Fig. 1). Der Scheitelzellkern ist also charakterisiert: 1. Eine Abgrenzung der Kernsubstanz vom Zellplasma durch eine gewöhnliche Membran fehlt. 2. Der Kern weist eine dichtere Struktur als das Plasma auf; ein netziger Bau ist nicht zu konstatieren. 3. Der Nukleolus ist sehr groß und nie von einem Hof umgeben.

Die eben abgegliederte Zelle hat die Form einer niedrigen Scheibe, deren Kern klein und vielfach ebenfalls scheibenförmig abgeplattet ist. Diese sowie die nächstfolgenden (5—9) Zellen wachsen stark heran, bleiben aber dabei noch isodiametrisch. Auch der Kern vergrößert sich. Dabei zeigen sich folgende Veränderungen: 1. Die Kernsubstanz wird dichter, als sie in der Scheitelzelle war. 2. Der winzig kleine Nukleolus des Kernes der eben von der Scheitelzelle gebildeten Zelle wird immer größer, färbt sich aber allmählich weniger stark. Sein Bau wird ein stetig lockerer. In seiner Mitte macht sich oft eine hellere rundliche Partie bemerkbar. 3. Die Kernmembran erscheint nirgends deutlich entwickelt. 4. Das Zellplasma enthält in den ersten 5 Zellen noch keine oder nur sehr kleine Vakuolen in ihren ersten Anfängen. 5. Die Chromatophoren lassen sich von der 5. Zelle an als kleine Platten bei stärkerer Vergrößerung (800 ×) unterscheiden.

Die Kerne (Taf. I, Fig. 3—12) stellen Typen dar, wie sie sich in den aufeinander folgenden Zellen des 1—4 cm langen Hauptstämmchens vorfinden. Davon stammen die Kerne (Fig. 4—6) aus den oberen, Fig. 7—10 aus den mittleren, Fig. 11 aus den unteren Partien des Sprosses, während der Kern der Fig. 12 einer nahe der Basis gelegenen Zelle angehört.

Die Form der Kerne ist zunächst noch eine kuglige (Fig. 3). Diese Kugelform geht aber alsbald über in eine ovale, wobei der Längsdurchmesser den Querdurchmesser immermehr an Länge übertrifft. Indessen bleibt in der Folge die ovale Form nicht rein erhalten (Fig. 8—11). Außer diesen gezeichneten Kernformen treten in manchen Zellen einzelner Pflanzen ganz abweichend gestaltete Kerne auf, die aber infolge ihres selteneren Auftretens für die Beurteilung der Kernverhältnisse ohne Bedeutung sind. Analog mit den Zellen höherer Pflanzen geht auch hier das Längenwachstum der Kerne parallel mit dem der Zelle, so daß den längsten Zellen auch die längsten Kerne angehören (Fig. 6—11). Vollständig verloren geht aber die ovale Form der Kerne den untersten Zellen (Basalzellen) der Pflanzen, da sie sich immer mehr abrunden (Fig. 12). Dasselbe ist auch sofort der Fall, sobald durch Fragmentation aus dem ovalen Kerne zwei oder mehrere hervorgehen.

Seine Lage nimmt der Kern fast ausnahmsweise in der Mitte oder etwas oberhalb der Mitte der Zelle ein.

Die jüngsten Kerne sind infolge Fehlens einer Membran sehr beachtenswert. Allen anderen kommt hingegen stets eine solche zu; sie ist teils zarter, teils derber entwickelt. Das Kerngerüst ist in diesen älteren Kernen stets vorhanden, kann aber durch Anlagerung von meist kleineren seltener größeren Chromatinpartikelchen mitunter etwas unklar werden. Die Maschen des Gerüstes sind in den oberen Kernen sehr klein (Fig. 3, 4). In den folgenden Kernen erscheinen sie etwas weiter (Fig, 5, 7, 8), und in den Kernen der mittleren Zellen der Achse sind sie am weitesten (Fig. 11). Merkwürdigerweise erscheinen die Kerne der untersten Zellen infolge Verengerung der Maschen des Kernnetzes wieder dichter. Besonders hinweisen möchte ich auf die Kerne Fig. 6 und Fig. 11. Bei ersterem ist das Netzwerk recht undeutlich geworden; es macht einen verwischten Eindruck. Dasjenige des Kernes in Fig. 11 dagegen wies große Hohlräume auf und überdies ließ sich auch hier das Netzwerk streng verfolgen.

Die Kerne der Scheitelzelle und der nächstfolgenden noch embryonalen Zellen sind infolge des Fehlens der Membran in innigstem Kontakte mit dem Plasma der Zelle. Während das Plasma in den Scheitelzellen den Kern vollständig einhüllt, somit jener Kontakt sich auf die ganze Oberfläche des Kernes erstreckt, wird er in den unterhalb der Scheitelzelle folgenden Zellen allmählich ein partieller, da Vakuolen auftreten und nur Ausläufer der Kernsubstanz in das Plasma dringen (Fig. 2). Bei den in Fig. 5, 8, 9 gezeichneten Kernen gehen die polaren Enden in eine feine Spitze aus, die unmerklich in einen sehr zarten Plasmastrang (Kinoplasma) übergeht. Ich habe zwar nicht die Fixierung mit Osmiumdämpfen und die entsprechende Weiterbehandlung vorgenommen, wie sie Lidforss[1]) angibt; aber jede gute Fixierung läßt die Kernfortsätze erkennen. An fortsatzlose Kerne (Fig. 6, 7) treten Stränge von dichterem Plasma heran. Wo sie die Kernoberfläche treffen, ist die Membran nicht dünner. Die Struktur der Plasmastränge läßt auf Strömungen schließen (Fig. 7).

Als geformter Kerninhalt sollen im nachfolgenden Chromatinkörnchen und Nukleolen angesprochen werden. Erstere sind meist klein und treten in den aufeinander folgenden Kernen meist recht unvermittelt auf (s. Taf. I, Fig. 4 u. 5, 6 u. 7).

Von besonderem Interesse sind die Nukleolen, da sie uns zweifellos ein Urteil auf die Tätigkeit und Arbeitsleistung des Kernes erlauben. Wie schon oben erwähnt, zeichnet sich der Nukleolus der Scheitelzelle durch ganz besondere Größe, durch seine dichte homogene Substanz und sein intensives Farbvermögen aus. Alle diese Eigenschaften teilen in etwas verringertem Grade die Nukleolen der nächstfolgenden 5—9 Zellen (Typus Fig. 2). Mit der Auflockerung des Plasmas der Zelle geht auch eine Auflockerung des Nukleolus vor sich. Zunächst entsteht im Innern des Nukleolus eine weniger färbbare Partie (Fig. 3). Sein Tinktionsvermögen nimmt in den folgenden Zellen noch mehr ab, wie uns die Fig. 4, 5 u. folg. zeigen sollen. Eine gröbere Körnelung des Nukleolus läßt sich nicht in Abrede stellen (Fig. 4). Diese gröbere Körnelung wird immer feiner (Fig. 6 ff.). Damit parallel laufend konstatiert man, daß die ursprünglich scharfe Umgrenzung (s. Fig. 4)

---

1) B. Lidforss, Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkernen und Chromatophoren. Lunds Universitäts Arsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 4, No. 1: Kongl. fysiogr. Sällskapets Handl., N. F., Bd. 19, Nr. 1.

schwindet (Fig. 6); die kugelige Form geht in eine polygonale über, wobei die Ecken spitz und ausgezogen erscheinen (Fig. 6, 7 ff.), als würden Fortsätze in die umliegende Kernmasse dringen. Sobald diese Veränderungen im Nukleolus auftreten, vergrößert er sich außerordentlich rasch und bald tritt eine Zerteilung auf. Diese Vorgänge veranschaulicht deutlich Fig. 7. Während dieses raschen Wachstums hat der Nukleolus seine körnelige Struktur verloren. Nach der Zerteilung des Nukleolus in zwei kann der eine Teil oder beide Teile sehr rasch wiederum zerteilt werden (Fig. 8), so daß man in einem Kerne 3, 4 und noch mehr Kernkörper von verschiedener Gestalt und Größe findet. Auf ihr Auseinanderweichen sei aber noch ganz besonders hingewiesen! Zunächst noch eng aneinander liegend (Fig. 8), entfernen sich die Teilprodukte alsbald voneinander (Fig. 9, 10), wobei die kleineren Nukleolen ihre Lage im Zentrum des Kernes sofort aufgeben und gegen dessen Peripherie wandern. Da sie dabei an Färbbarkeit und Größe verlieren, sehe ich mich mit Rücksicht auf analoge Beobachtungen und Deutungen anderer Autoren bei anderen Objekten auch hier zu der Annahme genötigt, daß diese nukleolaren Veränderungen auf eine langsame Auflösung zurückzuführen sind, wobei die Nukleolarsubstanz in gelöster Form austritt. Ein Austreten von geformter Substanz aus dem Kerne konnte niemals gesehen werden.

Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht zunächst die oben gegebene Entwicklungsgeschichte der Nukleolarsubstanz. Würden wir die Deutung umkehren und in jenen blauen kleinen nukleolaren Körperchen der Kernperipherie entstehende Nukleolarsubstanz erblicken, dann müßte sich dieselbe im Kernzentrum aufspeichern, sie würde zur Reservesubstanz, für deren etwaige Verwendung die Entwicklung der Sprosse keine Anhaltspunkte gibt.

Nukleolen der oben beschriebenen Art (Fig. 6—10) finden sich in den ausgewachsenen Zellen des Hauptstammes und der mit gleich großen Zellen versehenen Nebenäste. Ganz abweichend sind dagegen die Kerne der nahe der Basis gelegenen Zellen (Fig. 11, 12). In bezug auf die Kerngröße stimmen sie bisweilen noch mit den Zellen aus der mittleren Region überein (Fig. 11), meistens nimmt aber ihre Größe rasch nach unten ab, so zwar, daß die unteren Kerne zur Größe der Kerne der oberen Zellen (Fig. 4, 5) herabsinken. Mit dieser Größenabnahme geht wieder die Reduktion der Nukleolarsubstanz Hand in Hand, sowohl was Menge, als auch was Masse anbelangt. Nukleolen solcher Kerne wie in Fig. 11 färben

sich schwach, sie enthalten Vakuolen und haben ein homogenes, glasiges Aussehen. Noch weiter ist die Reduktion des Kernes samt Nukleolarsubstanz in den noch tiefer gelegenen Kernen (Typus Fig. 12) gegangen. Das Maschenwerk der Kerne wird undeutlicher, der Nukleolus hat noch mehr von seinem Färbungsvermögen eingebüßt und macht im Vergleich zu den übrigen einen völlig degenerierten Eindruck.

Zur Zeit starken Wachstums der Pflanzen im Frühjahr verhält sich die Nukleolarsubstanz von dem soeben Gesagten teilweise abweichend. Man findet in dieser Zeit in den Zellen der mittleren Partien der Stämmchen einen großen runden Nukleolus und um ihn herum kleinere in größerer Auswahl (4—9), welche von dem großen abgeschnürt werden.

II. Kurztriebe.

Die Kerne der Scheitelzellen der noch wachsenden Kurztriebe erinnern an die Kerne der Scheitelzelle der Hauptstämmchen. Diesen stehen sie aber in bezug auf die Größe sehr nach. Hingegen ist die Grenze des Kernes gegen das umliegende Plasma gleichfalls keine scharfe; der in Einzahl vorhandene Nukleolus ist groß und dicht. Auch darin stimmt die Kernsubstanz der Scheitelzelle der Kurztriebe mit den oben beschriebenen überein, daß sie weniger dicht als das Zellplasma ist. Die nach unten folgenden Zellen besitzen nur einen sehr kleinen Kern mit einem winzigen Kernkörperchen, das fast stets in Einzahl vorhanden ist. Dieses Aussehen kommt allen Kernen der Zellen der Kurztriebe (vgl. Textfig. 1 *b*) mit alleiniger Ausnahme der Basalzelle zu, die auf einer Zelle des Hauptstammes oder eines Langtriebes sitzt. Diese Basalzelle (Textfig. 1 *a*) besitzt einen auffallend großen Kern mit dichtem Netzwerk, großem und stark färbbarem Nukleolus. Ein solcher Kern erinnert sofort an die schon oben beschriebenen Kerne aus der obersten Region der jungen Stammzellen (Taf. I, Fig. 3). Dieser auffallende Unterschied gegenüber den anderen Kernen der Kurztriebzellen drängte sich dem Interesse um so mehr auf, da er jederzeit und überall zu beobachten war. Über die Ursachen seines abweichenden Verhaltens werde ich weiter unten sprechen, da zunächst noch ein anderes sehr auffälliges Verhalten der Basalzellen zu erwähnen ist.

Die im vorigen Herbste bis Mitte Dezember angefertigten Präparate zeigten mir alle die Basalzelle so, wie dies die Abbildung

der Zelle in Textfig. 1*a* zur Anschauung bringt. Das hier nicht mitgezeichnete reichlich vorhandene Plasma besaß, von den manchmal vorhandenen geringen Stärkemengen abgesehen, keine weiteren geformte und färbbare Substanzen.

Dagegen fielen mir in den heuer von April ab gemachten Präparaten die Basalzellen von in Delafieldschem Hämatoxylin gefärbten Material sofort durch ihre tief blauschwarze Färbung in die Augen. Bei stärkerer Vergrößerung zeigte sich die Ursache: Die Basalzellen enthielten tiefblau gefärbte Körner in wechselnder Menge und Größe. Die genaue Untersuchung ergab folgendes.

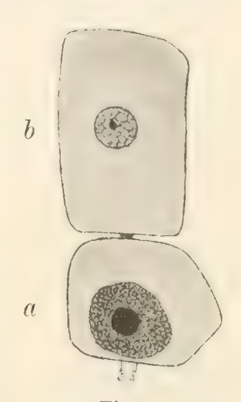


Fig. 1.
a die Basalzelle eines Kurztriebes,
b die nächstfolgende Zelle. Vergr. 1000.

Schon die jüngsten, eben von der Zelle des Hauptstammes abgetrennten Kurztriebbasalzellen führen die kleinen, rundlichen Körperchen in ihrem dichten plasmatischen Inhalte in wechselnder, meist geringer Anzahl (Taf. I, Fig. 13). Die älteren Kurztrieb-Basalzellen führen sie dagegen in größerer Anzahl, oft massenhaft, so daß die Zelle ganz angefüllt erscheint (Textfiguren 2—7). In diesem Falle lassen sich auch in der nächstfolgenden event. auch noch in der nächsten Zelle der Seitenzweige die fraglichen Körner beobachten.

Die ursprünglich winzigen, nur mit starker Vergrößerung sichtbaren Körnchen sind von rundlicher Gestalt (Textfig. 2, 3, 4). Sie wachsen rasch, unter Umständen bei Verdunkelung sogar sehr rasch binnen wenigen Stunden zu ansehnlichen Körnern heran, wobei sie entweder ihre runde Gestalt bewahren oder eine ganz unregelmäßige Gestalt annehmen (Textfiguren 5, 6, 7). Neben kleinen treten unvermittelt größere auf (Textfig. 4). Die größeren Körner teilen sich (Textfig. 4). Eigentümliche Bildungen weisen die beiden Zellen in Textfig. 6, 7) auf. Hier erwecken die Körner den Anschein, als ob sie Fortsätze zwischen den Inhalt der Zelle aussenden würden. Dieser besteht aus Stärkekörnern, mit denen die

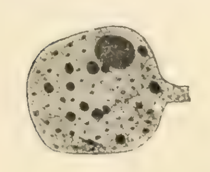


Fig. 2.
Basiszelle mit entsteh. Körnchen. Kern in Ruhelage. Vgr. 1000.

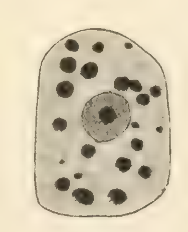


Fig. 3.
(Kurztrieb)-Basiszelle mit lebhaft wachsenden rund. Körnchen. Kern in das Zentrum vorger.

Zelle vielfach in den mittleren Partien der Pflanzen ganz angefüllt erscheint (Textfig. 2, 4, 6). Jene Fortsätze könnten mithin nicht direkte Bildungen der Körner selbst sein, sondern durch Pressung ihrer weicheren Substanz seitens der harten Stärkekörner entstanden sein. Auch die halbkreisförmigen Eindrücke lassen sich leicht als durch die anliegenden runden Stärkekörner hervorgebracht erklären. Indessen konnte ich in der in Textfig. 7 dargestellten Zelle diese Ausbuchtungen und Fortsätze sehr gut beobachten, ohne daß die Immersion Stärkekörner oder sonstige geformte Inhaltskörper erkennen ließ. Desgleichen ist die Oberfläche der beiden großen Körner in Textfig. 4 glatt, wiewohl gleichfalls die Zelle mit Stärke ganz erfüllt ist. Erklären lassen sich diese beiden Fälle wohl in dem Sinne, daß im ersteren Falle die Stärke aufgelöst wurde und verschwunden ist, im zweiten der bis jetzt auf die großen Körner

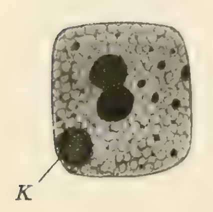


Fig. 4.
Basiszelle mit zwei großen, sich teilenden Körnern und vielen kleinen. Kern i. Ruhe. Vergr. 1000.

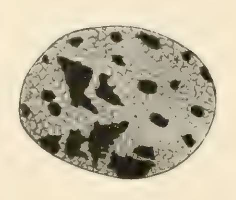


Fig. 5.
Basiszelle mit ganz unregelmäßig gestalteten Körnern. Zelle mit Inhalt dicht angefüllt. Vergr. 1000.

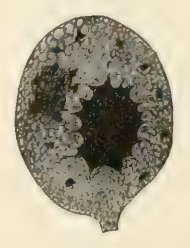


Fig. 6.
Basiszelle mit einem einzigen, groß ausgebuchteten Korn. Daneben einige winz. kleine Körnch. Kern in Ruhe. Vgr. 1000.

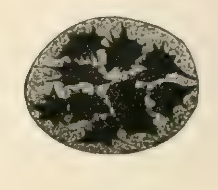


Fig. 7.
Basiszelle mit vielen Körnern, die mit Fortsätzen versehen und ausgebuchtet sind. Stärke in fester Form nicht vorhanden. Vergr. 1000.

seitens der Stärkekörner ausgeübte Druck — wenn ein solcher überhaupt schon vorhanden — zu klein war. Ob also die Fortsätze und Eindrücke der größeren Körner aktiver Natur sind, d. h. auf ein Gestaltungsvermögen der Körner selbst zurückgehen, oder ob sie passiver Natur, d. h. durch den Druck anliegender Stärkekörner hervorgerufen, das läßt sich aus den morphologischen Befunden allein nicht ganz sicher klarstellen.

Hämatoxylin nach Delafield färbt sie weit intensiver als die Nukleolen; sie erscheinen tief blauschwarz gefärbt. Boraxkarmin erzeugt nur eine schwach rötliche Färbung. In Jod erscheinen sie schwach gelblich braun, in Jodjodkali stark gelblich braun. Salpetersäure konz. × Wasser im Verhältnis 3 : 1 läßt sie unverändert

im Verlaufe von 30 Min. Diese Reaktionen sagen leider nur, daß die Körner aus einer Eiweiß-Verbindung bestehen[1]).

Der Entstehungsgeschichte nach könnten die fraglichen Körner aus dem Plasma oder dem Kerne stammen. Sie liegen in der Zelle zerstreut, ohne daß sich ein Ort nennen ließe, an dem sie wenigstens während einer gewissen Zeit oder während eines bestimmten Entwickelungsstadiums hauptsächlich vorkämen. Ich glaube mit Rücksicht auf die Chromidien-Epidemie im besonderen noch betonen zu müssen, daß ich sehr darauf achtete, ob zunächst eine lokale Beziehung zum Kerne irgendwie vorhanden sei. Das war aber nie der Fall. Zwar findet man sie auch in der Nähe des Kernes, dessen Membran sogar anliegend, sowohl größere als auch kleinere Körner. Das Plasma ist zwar meist wie ganz allgemein im Pflanzenreich in der Umgebung des Kernes dichter (Fig. 13) und gerade die kleinsten Körnchen sind in seiner unmittelbarsten Nähe. Vergleichen wir aber die folgenden Textfiguren 2, 3, 4! Hier sind die kleinsten Körnchen am weitesten vom Kerne entfernt. Was ich in meinen Präparaten zu sehen bekam, ließ auf einen Ursprung aus dem Kerne in keinem Falle schließen; wohl aber wiesen die Größenverhältnisse der Körner und ihre Lage auf eine Entstehung im Plasma der Zelle hin.

Zu diesen Resultaten gelangt man auch, wenn man die Zellen vieler Pflanzen zu verschiedenen Jahres- und Entwicklungszeiten vergleichend prüft. Die Kerne der Kurztrieb-Basalzellen an den oberen Teilen der Pflanzen enthalten ein dichtes Maschenwerk, in welchem niemals geformte oder färbbare Bestandteile außer dem in Einzahl vorhandenen Nukleolus vorkommen. Gerade hier müßte eine Bildung und ein Austreten der Körnchen im Kerne resp. aus demselben zu sehen sein. Die Kerne der basalen Kurztriebzellen an den mittleren und unteren Teilen der Pflanzen sind kleiner als die in weiter oben gelegenen Zellen und offenbar in einem zeitweiligen Ruhezustande (Textfig. 2, 4), wie dies aus ihrer konstanten Lage in der unteren Ecke der Zelle in der Richtung gegen das Stämmchen, sowie aus dem Umstande erhellt, daß die Zellen vielfach Stärke speichern. Diese Kerne sind auf keinen Fall mehr imstande, Substanzen in größerer Menge zu produzieren und nach außen abzugeben. Es fehlen somit dem Kerne alle jene Momente,

1) Nach Absendung des Manuskripts wurde ich auf morphologisch ähnliche Bildungen aufmerksam, die K. Shibata (Cytolog. Stud. über die endotrophen Mykorrhizen, diese Zeitschr., Bd. XXXVII, S. 655) in den Pilzvesikeln bei *Psilotum triquetrum* beschreibt.

unter denen wir sonst im Pflanzen- und Tierreiche die Chromidien-Bildung vor sich gehen sehen.

Somit gibt auch die Entwicklungsgeschichte keinen Anhaltspunkt, diese Körner als aus dem Kerne entstehend, als Chromidien, zu bezeichnen. Sie müssen somit im Plasma entstehen, wofür unten auch ein direkter Beweis erbracht werden wird[1]).

Der Frage nach der Bedeutung und der Funktion der Körner stelle ich voran die Frage nach den Ursachen des abweichenden Verhaltens der Basalzelle der Kurztriebe gegenüber den anderen Zellen derselben. Auf diese Frage erhielt ich die Antwort leicht durch den Umstand, daß ich die Pflanzen in regelmäßigen Abschnitten durch ein ganzes Jahr hindurch untersuchte. Dadurch zeigte es sich, daß zu gewissen Zeiten von Februar bis Anfang September die Kurztriebäste bis auf die Basiszelle abfallen, worauf diese Zelle einen neuen Kurztrieb produziert. Es kommt aber auch der Fall vor, daß die Basiszelle einen Kurztrieb bildet, bevor noch der alte abgefallen ist. Dieser geht in der Folge langsam zugrunde. Somit stellt der Kern der Basiszelle einen dauernd teilungsfähigen Zellkern dar, wozu dessen Größe sowie der reichliche Zellinhalt notwendige Bedingungen sind.

Da die Körner gerade vor und während der Periode, in welcher die Kerne Teilungen eingehen und den neuen Kurztrieb bilden, am reichlichsten vorhanden sind, mußte es scheinen, als ob sie beim Aufbau der neuen Organe als Baumaterial Verwendung finden würden. Auch liefern zweifellos die Kohlehydrate Stoffe zu ihrer Bildung, da gerade während des Auftretens der Körner eine Stärkeabnahme in den Stammzellen und den Kurztriebzellen oft — nicht immer — sicher festgestellt werden konnte. Auch läßt sich die Form der größeren Körner dahin auslegen, daß sie durch ihre Fortsätze und Einbuchtungen, mögen diese nun aktiv oder passiv entstanden sein, die Stärkekörner umgeben und sie dadurch leichter zur Auflösung bringen können.

Zwei Tatsachen sprechen noch ganz besonders dafür, daß die Körner ein rasch zur Verfügung stehendes Baumaterial darstellen.

1. Schreitet die Basiszelle des Kurztriebes zur Bildung eines neuen Ästchens, was durch Ausstülpung ihrer Membran frühzeitig kund wird, so verlieren in der Folge die Körner an Größe und

1) Welchen indirekten Anteil der Kern durch Substanzabgabe in gelöster Form (Kernstoffwechsel-Zwischenprodukte) hat, läßt sich wohl vorderhand kaum entscheiden.

ihre substantielle Veränderung zeigt sich in ihrem immer geringer werdenden Färbungsvermögen gegenüber Delafieldschem Hämatoxylin. Liegen die fraglichen Körner auch, wie schon oben erwähnt, in der zweiten oder dritten Zelle des Kurztriebes, so färbt sich zur Zeit ihrer Auflösung das Plasma des Tüpfelkanales, der in die Basiszelle führt, intensiver blau als sonst.

2. Sind die Pflanzen, bei denen ich mich durch Stichproben überzeugt hatte, daß sie die Proteinkörner nicht führten, der Verdunkelung ausgesetzt, so traten schon nach ca. 16 Stunden die ersten Spuren derselben auf. Es waren ungemein kleine scharf begrenzte Körperchen, die massenhaft wie schwarze Punkte zerstreut im Plasma verteilt lagen. Nach 36 Stunden waren sie größer geworden, ohne daß ihre Zahl vermehrt zu sein schien. Nach 48 Stunden hatte ihre Größe abermals zugenommen, wobei einige Körner ohne erkennbaren Grund den übrigen in der Größe sehr vorausgeeilt waren.

Nun trat aber jene oben angedeutete Beziehung zwischen der Neubildung von Kurztrieben und dem Auftreten der Körnchen deutlich zutage, da die verdunkelten Pflanzen vielfach ihre Kurztriebe bis auf die Basiszelle abwarfen, um sie später unter normalen Lebensbedingungen sofort wieder zu ersetzen. So hat es der Experimentator mit Hilfe des Dunkelversuches in der Hand, das Abwerfen der Kurztriebe (Laubfall) und die Bildung der Körner zu veranlassen, durch Darbietung von normalen Lebensbedingungen aber den rückläufigen Prozeß einzuleiten.

Die Entstehung der Körnchen während der Verdunkelung gestattet aber auch die Beibringung des direkten Beweises der schon oben postulierten Forderung, daß die Körner ohne eine direkte, sichtbare Beteiligung des Kernes im Plasma gebildet werden.

Des weiteren haben wir in unserer Alge unter den Ceramiaceen einen Vertreter für die besonders von Rhodomelaceen bekannte Erscheinung des „Laubwechsels“, der dadurch noch interessanter wird, daß wir, wie bei höheren Pflanzen, unter den oben geschilderten Umständen das Abwerfen der Assimilationsorgane (Kurztriebe) bewirken können.

Betreffs der Behandlung des 3. Punktes: Wie verhalten sich die Kerne gegenüber Verdunkelung und Reagentien? sei bemerkt, daß ich nur den Einfluß des ersten Faktors untersuchen konnte.

Ich brachte zu diesem Zwecke meine Kulturgläser an einen dunklen Ort im Aquarium und umhüllte sie noch mit einem dichten, zu photographischen Zwecken dienenden schwarzen Samttuche, so

daß wohl eine völlig ausreichende Verdunkelung erzielt wurde. Die Temperatur an diesem Orte wies gegenüber dem normalen Standorte der Kulturen keinen Unterschied auf.

Nach 24 stündigem Verweilen wurden einige Pflanzen untersucht. Dabei zeigte sich in bezug auf Größe, Form und Lage der Kerne gar kein Unterschied gegenüber den zu Beginn untersuchten Kontrollpflanzen. Hingegen war die Zahl der Nukleolen vermindert. Es fand sich da meist nur noch ein einziger oder höchstens zwei, wo drei Nukleolen erwartet werden mußten, und 2—3 Nukleolen, wo deren 4—6 in den entsprechenden Kernen der Kontrollpflanzen vorhanden waren. Nach 48 stündigem Verweilen war die Zahl meist noch etwas herabgegangen; diesfalls waren die Nukleolen noch größer geworden, mehr abgerundet und dichter und durch ein auffällig intensives Tinktionsvermögen ausgezeichnet. Es konnte somit nur ein Zusammenfließen der Nukleolensubstanz, niemals aber eine Zerteilung und Wanderung gegen die Kernmembran beobachtet werden. Bei noch länger andauernder Verdunkelung bis zu 4 Tagen zeigten die Nukleolen keine sichtbare Veränderung mehr, es war ein stationärer Zustand erreicht. Schädigung zeigten die verdunkelten Pflanzen meist erst nach dem 6. Tage.

Diese Tatsachen weisen darauf hin, daß die Kerne von *Antithamnion cruc. v. tenuissima* unter dem Einflusse der Verdunkelung die Produktion von Nukleolensubstanz sistieren und daß die im Kern in Bildung begriffene resp. schon fertig vorhandene in einen einzigen großen oder einige weniger größere, runde, dichte Nukleolen zusammenfließt. Solche Kerne sind unter dem Einflusse der Verdunkelung offenbar in ein Ruhestadium eingetreten.

Ich habe im Vorausgehenden jene Kernphänomene geschildert, die sich an meinem Material während der Dauer eines Jahres abspielten. Die Interpretation kann, so scheint es mir, nur auf physiologischer Grundlage gegeben werden und dürfte mit der Beantwortung der letzten Frage: In welchem physiologischen Zusammenhange mit der Zelle steht die Form, Lage und der Inhalt des Kernes? zusammenfallen.

Bezüglich der Form der Kerne wurden oben zwei Typen vorgeführt, nämlich die kugligen der jüngsten und der ältesten Zellen, und die ovalen bis spindeligen (bipolare, multipolare) Kerne der mittleren Zellen eines Stämmchens. Die Entwicklung verlief also in der Weise, daß die in den jungen Zellen enthaltenen runden Kerne parallel mit dem Längenwachstum der Zelle ebenfalls ein

Längenwachstum zeigten und daß die ältesten Kerne allmählich wieder der Kugelform sich näherten, wiewohl sich ihre langgestreckten Zellen nicht verkürzten. Diese Beobachtung veranlaßt mich, auch hier wieder ganz entschieden dafür einzutreten, daß die Kernform aktiv erworben und nicht von der heranwachsenden Zelle erzwungen ist. Bekanntlich sprach Miehe[1]), nachdem früher schon Haberlandt, Rosen u. a.[2]) sich ähnlich geäußert hatten, die Form der spindeligen Kerne mit großer Entschiedenheit als Zwangsformen an und sah in den langen Kernfortsätzen nur die Wirkung eines Zuges. Hierzu veranlaßten ihn seine Beobachtungen der Kernfortsätze bei *Hyacinthus*, die er deutiich bis an die Hautschicht verfolgen konnte und die nach seiner Meinung dort festgewachsen sind. Dadurch würde beim allmählichen Heranwachsen der Zelle der Kern gestreckt und seine Gestalt dadurch bestimmt. Doch war schon früher, besonders von Kohl[3]) festgestellt worden, daß solche spindelige Kerne auch in Zellen vorkommen, deren Dimensionen und Inhaltskörper sehr wohl das Beibehalten einer kugeligen Form gestatten würden, und sieht sich zu der Annahme genötigt, daß dem Zellkerne ein aktives Ausgestaltungsvermögen zukomme, dessen voller Ausübung bisweilen wohl äußere Hindernisse entgegenwirken. Unter den in neuester Zeit erschienenen Arbeiten verweise ich besonders auf die schon oben erwähnte Publikation von Lidforss, aus der überzeugend hervorgeht, daß dem Kerne ein aktives Gestaltungsvermögen eigen ist. Ein solches scheint mir auch aus meinen Beobachtungen mit Sicherheit hervorzugehen. Denn wie könnte man anders die mannigfachen Kernformen erklären, die bei *Antith. cruc. var. tenuissima* und ganz bssonders bei dem später zu besprechenden *Antith. plumula* auftreten, wiewohl die Zellform dieselbe ist? Ja, in den ältesten Zellen werden die Kerne sogar rund, wiewohl die Zelle noch ihre Gestalt beibehält und Plasmastränge Kern und Hautschicht verbinden. Die Plasmastränge resp. kinoplasmatischen Fortsätze, die von den Spindeln der Kerne gegen die Hautschicht verlaufen, sind als weiche, elastische Stränge ganz außerstande, den durch sein Gerüst und seine Membran gewiß weit festeren Kern auszudehnen! Sie dienen der Übertragung der von

1) H. Miehe, Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Centralbl., Bd. LXXVIII, 1899, S. 386 ff.

2) Jos. Schiller, a. a. O., S. 2, 1909.

3) F. G. Kohl, Zur Physiologie des Zellkerns. Bot. Centralbl., Bd. LXXII, 1897, S. 168, 169.

Zelle zu Zelle gehenden Impulse, zur Stoffleitung, allgemein zu physiologischen Zwecken. Darüber haben ja Strasburger und Lidforss hinreichende Tatsachen zutage gefördert.

Des weiteren mußte geprüft werden, ob auch der Lage des Zellkernes eine Bedeutung zukomme. Eine vergleichende Untersuchung ergab, daß der Zellkern in den jungen embryonalen und isodiametrischen Zellen in der Mitte liegt und daß er diesen Platz konstant beibehält. Beim Längenwachstum der Zelle behält er gleichfalls seine zentrale Lage konstant bei. Selten rückt er etwas gegen oben vor. Daß diese Kernlage keine willkürliche ist, ergibt sich z. T. aus der Verteilung der Stärke in den Zellen. Diese findet sich entweder nur im oberen Teile der Zellen, wo die Kurztriebe (Assimilationsorgane!) inseriert sind, oder an beiden Enden und die an diesen Orten angehäuften Stärkemengen sind oft durch Monate hindurch vorhanden. Dagegen ist die Umgebung des Kerns meist ganz frei von geformter Stärke, wohl aber zeigte die Jodreaktion gelöste Stärke an. Diese Tatsache glaubte ich anführen zu sollen, wiewohl sie mit Rücksicht auf den noch embryonalen Entwicklungszustand der Zellularphysiologie gegenwärtig noch nichts sagt.

Die der Spitze eines Stämmchens angehörenden Kerne (Fig. 1 und 2) sind gegenüber den anderen Kernen durch das Fehlen einer Membran auffällig. Das gleiche Verhalten zeigen die folgenden Kerne der Zellen der Scheitelregion, selbst noch zur Zeit des Auftretens der Vakuolen (Fig. 2). Das besagt, daß eine Membranabgrenzung zwischen Kern und Plasma auf gewissen Entwicklungsstadien nicht nötig ist. Wenn die Kernwand tatsächlich, wie dies z. B. Haberlandt[1]) neuerdings betont hat, in Analogie mit der Vakuolenwand eine den Stoffverkehr zwischen Zellkern und Cytoplasma regulierende Membran darstellt, dann läßt das Fehlen der Membran in solchen lebhaft tätigen jungen Zellen wohl nicht den Schluß zu, daß kein Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma stattfindet, vielmehr bei den großen Anforderungen, die an den Kern infolge der beständig vorsichgehenden Teilungen und des lebhaften Zellenwachstums gestellt werden, ein sehr lebhafter Stoffwechsel vorhanden ist, daß aber die zum Austausch gelangenden Substanzen eine noch so geringe Differenzierung aufweisen, daß eine regulierende Membran nicht zur Entwicklung gelangt[2]).

1) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909, S. 28.

2) Bei meinen cytologischen Studien der Kernvorgänge in den Tetrasporenmutterzellen und den Procarpien bei *Nitophyllum punctatum* fand ich ebenfalls die Kerne auf gewissen Stadien ohne Membran.

Desgleichen ist in solchen embryonalen Kernen ein Reticulum (Lininnetz) noch nicht vorhanden. Mit Rücksicht auf ähnliche Kerne in den embryonalen Teilen höherer Gewächse führe ich diesen Fall deswegen hier an, weil hier bei unserer Alge die Substanz des Kerns so locker ist, daß von dem Kernnetze unbedingt etwas gesehen werden müßte, wenn es vorhanden wäre, zumal bei einer Vergr. von ca. 1600 × und bei der angewandten intensiven künstlichen Beleuchtung. Da aber trotzdem die Produktion von Nukleolar- und Chromatinsubstanz vor sich geht, ist hierauf jene Kernstruktur offenbar ohne Einfluß und ihre Bedeutung zurzeit völlig unbekannt.

Schon oben wurde darauf verwiesen, daß der Nukleolus auf Grund seines Baues und seines färberischen Verhaltens in zwei Modifikationen auftritt. Hier fragt es sich, inwiefern vom zellphysiologischen Standpunkte sich ein Verständnis gewinnen läßt.

Die Kerne der obersten Zellen (1 bis ca. 8) mit ihren dichten und stark färbbaren Nukleolen unterliegen Teilungen, die Scheitelzelle natürlich in unbegrenzter Anzahl, die übrigen nur je zwei Teilungen behufs Bildung je zweier Kurztriebe. Zu Beginn dieser Kernteilungen sah ich aber den Nukleolus aus dem Kernraum verschwinden. Haecker[1]) hat bekanntlich die Nukleolen vom Standpunkte seiner Kernsekrettheorie als ein „Abspaltungs- resp. Zwischenprodukt des Stoffwechsels“ angesehen, das noch „während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Sekret aus dem Kernraume entfernt wird, und zwar entweder in gelöster oder ungelöster Form“. Sehen wir den Kern als den alleinigen Produzenten von lebender Substanz an, so muß die in den Zellraum ausgestoßene Nukleolarmasse beim Ersatz und Aufbau des sich durch die Zellteilung beständig verringernden lebenden Plasmakörpers der Zelle verwendet werden. Da der Bedarf an lebender Substanz ein umso größerer sein wird, je lebhafter die Teilungen stattfinden, so wird die Produktion von lebender Substanz in Form von großen und — mit Rücksicht auf die geringe Kerngröße — dichten Nukleolen zur notwendigen Folge.

Zum Verständnis der Kerne (Taf. I, Fig. 4, 5 u. 6) muß berücksichtigt werden, daß sie im Wachstum begriffen sind. Es wird allerdings nur zum geringsten Teile ein wirkliches Wachstum sein, vielmehr deuten meine Präparate nur auf eine Auflockerung der

---

1) V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena, 1899, S. 116.

früher sehr dichten Kernsubstanz hin. Stellen wir uns wieder auf dem Boden der Häckerschen Theorie, derzufolge die Nukleolarsubstanz „während der vegetativen Tätigkeit der Zelle und des Kernes in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt“, so erscheint es selbstverständlich, daß während dieser Kernveränderungen die Abspaltung und Ansammlung von Nukleolarsubstanz unterbleibt. Daß diese Deutung richtig ist, ergibt sich aus der Betrachtung der nächstfolgenden Kerne (Typus Fig. 6), die zeigen, daß die Produktion von Nukleolarsubstanz sofort beginnt, sobald die Kerne ihre definitive Größe nahezu erreicht haben.

Wodurch ist aber die lebhafte Produktion von Nukleolarsubstanz veranlaßt? Der Hauptstamm mit seinen Langtrieben ist nicht bloß in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung der wichtigste Teil der Pflanze. In ihn strömen aus den Kurztrieben, den wichtigsten Assimilationsorganen, die Assimilate hinein, wo sie, wie schon oben erwähnt wurde, oft in gewaltigen Mengen aufgestapelt werden. Durch die Zellen des Hauptsprosses müssen sie nun an die Verbrauchsorte zur Anlage neuer Organe oder zu deren Wachstum transportiert werden. Diese Prozesse sind aber mit mannigfachen chemischen Umlagerungen verbunden. Daß daran der Kern beteiligt sein muß, geht per analogiam aus vielen Beobachtungen bei höheren Pflanzen sicher hervor. Die rege Produktion vcn lebender Substanz seitens der Kerne und deren Abgabe an das Plasma ist ein deutliches Zeichen der lebhaften Wechselbeziehungen zwischen Kern- und Zellplasma, die gerade in den großen Zellen der Hauptsprosse und Langtriebe so deutliche sind, weil eben hier jene soeben angegebenen mannigfachen physiologischen Prozesse sich abspielen müssen, während die Kurztriebe hauptsächlich der Kohlensäureassimilation dienen [1]). Diese einfache physiologische Arbeitsteilung scheint mir für meine noch vorzunehmenden zellularphysiologischen speziellen Untersuchungen ein günstiger Umstand zu sein.

Ist das Obige richtig, so werden wir an jenen Teilen des Hauptstammes, in denen jener Prozeß im Plasma der Zelle nicht stattfindet, auch in den Kernen einen Stillstand konstatieren können. Das ist in der Tat in den unteren, nahe der Anheftungsstelle der

---

1) Es braucht wohl kaum gesagt zu werden, daß die mit Chromatophoren versehenen Hauptsproßzellen in bezug auf die Assimilation weit hinter den Kurztrieben zurückbleiben.

Fäden gelegenen Zellen der Fall. Dieselben sind arm an Inhaltsstoffen und liegen weit entfernt von den leitenden Partien des Sprosses. Ein kleiner kümmerlicher Nukleolus in dem kleiner und rund gewordenen Kerne zeigt deutlich, wie unproduktiv er geworden ist und daß die Wechselbeziehungen nahezu am Nullpunkte angelangt sind.

In Übereinstimmung mit meinen Ergebnissen bei der untersuchten Rotalge hat auch Schwarz[1]) bei verschiedenen höheren Pflanzen durch zahlreiche Messungen ermittelt, daß die Zellkerne und Nukleolen wachsender, sich nicht mehr teilender Zellen eine Zeitlang an Größe zunehmen, um sich dann später zu verkleinern. Es liegen somit bei höheren Pflanzen ganz gleiche Verhältnisse vor.

Die Einzahl der Kerne ist bei *Antithamnion*, wie wir seit den oben erwähnten Untersuchungen von Schmitz wissen, die Regel. Doch zeigte sich die nahe Verwandtschaft mit *Callithamnion* während meiner Untersuchungen auch zytologisch darin, daß sich immer wieder Zellen vorfanden, die 3—7 Kerne führten. Doch war dies nur in den großen, älteren Zellen des Hauptstammes der Fall. Sie entstehen durch Fragmentation des Kernes. Einige Male sah ich 5—8 Kerne wie Perlen in gerader Linie eng aneinander liegend. Die Ursache der Vielkernigkeit war meist nicht zu erkennen. Gewisse vielkernige Zellen zeigten Verletzungen oder Deformierungen, so daß vielleicht ein äußerer Anstoß die Vielkernigkeit veranlassen mag.

B. *Antithamnion plumula* (Ellis) Thur.

Während *Antithamnion cruc. f. ten.* eine sehr zarte Alge mit spärlicher Verzweigung ist, bietet *Ant. plumula* das gerade Gegenteil. Es ist bekanntlich eine mittelgroße bis zu 12 cm lange Alge mit zahlreichen Langtrieben und reichlich verzweigten Kurztrieben, die meist zu je 4 an jeder Stammzelle entspringen. Allerdings sind überwiegend nur zwei vollständig entwickelt. Ein Blick auf die bezüglichen Kerne von *Ant. plumula* zeigt denselben gewaltigen Unterschied. Wenn man die beträchtlich großen Stammzellen sieht, so ist es fast unverständlich, daß sie nur einen einzigen Kern

1) F. Schwarz, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkernes nach der Teilung. Beitr. zu „Biologie der Pflanzen", IV. Bd., 1. Heft, 1884, zitiert nach Zacharias: Über Beziehungen des Zellenwachstums zur Beschaffenheit des Zellkernes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XII, S. 103.

führen. Erst die Größe und Eigenschaften dieser Kerne machen uns die Einzahl verständlich.

Die auf *Antithamnion plumula* sich beziehenden Abbildungen der Kerne (Figuren 14—31) stammen alle von einer Pflanze und stellen auch hier wie bei *Ant. cruc. v. ten* aufeinander folgende Kerntypen von der Spitze einer Pflanze bis nahe der Basis dar. Doch konnte ich die Zellen der kriechenden Stämmchen, aus denen, wo sie vorhanden sind, sich bekanntlich die aufrechten erheben, nicht untersuchen, da mir solche nur wenige Male vor Augen kamen und dabei so mit Epiphyten usw. bedeckt waren, daß von dem Zellinhalte nichts zu sehen war. Ganz ähnlich erging es auch meist bei den untersten Zellen der Hauptstämmchen.

Indem ich auch hier die oben angegebene Reihenfolge innehalte, sei zunächst über Form und Größe berichtet. Der Kern der Scheitelzelle und der nächstfolgenden 2—5 Kerne stimmen mit denen bei *Ant. cruc. f. ten.* überein. Die Fig. 14 bei *Ant. plumula* würde ungefähr der Fig. 2 bei *Ant. cruc. f. ten.* entsprechen. Dieser Kern zeigt keine regelmäßige Umgrenzung, eine Eigenschaft, die fast allen Kernen dieser Pflanze zukommt. In der Tat ist die Mannigfaltigkeit der Kernform eine so große, daß man kaum in einer einzigen Zelle einen Kern sieht, der dem in einer anderen Zelle vollständig gleich wäre. Welch gewaltiger Unterschied gegenüber *Ant. cruciatum!* In den jüngeren Zellen erscheinen die Kerne zunächst polygonal (Figuren 14—18), dann in den folgenden mehr rundlich (Figuren 19—21). Auf diesem Stadium der Kerne wachsen die Zellen sehr bedeutend. Dasselbe tun auch die Kerne, die überdies noch eine auffällige Lappung aufweisen (Figuren 22—25). Durch diese wird nicht bloß die Größe bedeutend vermehrt, sondern auch, was gewiß für den Kernstoffwechsel noch weit wichtiger ist, die Oberfläche ganz außerordentlich vergrößert. Die Richtung der Lappen ist sehr häufig dieselbe in mehreren aufeinander folgenden Kernen. Doch ändert sie sich in einer anderen Region des Stämmchens häufig plötzlich.

Auf die gelappten Kerne folgen in noch weiter abwärts gelegenen Stammzellen langgestreckte Kerne, die zunächst noch verschiedene Ausbuchtungen besitzen können, indessen selbe immer mehr verlieren und damit eine regelmäßige Umgrenzung erhalten. Diesen Kernen folgen noch mehr in die Länge gestreckte. Als einen solchen Typus bringe ich den in Fig. 26 (Taf. II) wiedergegebenen Kern. Sie verschmälern sich in der Folge noch mehr und werden dabei

immer kleiner (Fig. 27, 28, Taf. II). An ihnen tritt eine Stelle alsbald hervor, an welcher der Kern sich verschmälert und seine Kernkörperchen von dort zurückzieht (s. Fig. 27 u. 28 unterhalb der Mitte). Dieses Ausziehen des Kernes geht in noch weiter unten gelegenen Zellen unaufhörlich weiter (Figuren 29, 30), so daß mehr oder weniger deutlich die bekannte Hantelform auftritt, die wie in vielen anderen Fällen so auch hier mit einer Zerschnürung des Kernes verbunden ist. Einen solchen Kern, der eben vor diesem Prozesse steht, bringe ich in Fig. 30, bei welchem die eingeschnürte Partie schon sehr schmal ist. Fig. 31 zeigt die vollständige Trennung der beiden Teile. Hinweisen möchte ich auch hier auf die Verringerung der Kernmasse in diesen unteren Zellen. Sollte sich die geschilderte Kernfragmentation in die Zellen der Basis und der Sohle hinein fortsetzen, aus der bekanntlich nach den Beobachtungen zum Teile wenigstens in der kommenden Vegetationsperiode die neuen Pflanzen hervorgehen, so entsteht die nicht unwichtige Frage, wie die Regulation der Vererbungssubstanzen in den Kernen erfolgt, da ja die Fragmentation eine gleichmäßige Aufteilung derselben keineswegs mit sich bringt. Dazu muß erwähnt werden, daß die Kernfragmentation zwar in vielen Pflanzen, besonders in den Herbstpflanzen auftrat, aber durchaus nicht in allen.

Die geschilderten Kernvorgänge kann man zu allen Zeiten an allen Pflanzen vorfinden. Die Abbildungen (Figuren 14—31) beziehen sich auf eine Pflanze, die ich im September 1909 beim Triester Leuchtturme fischte.

Ebenso wie bei der vorhergehenden Pflanze liegen die Kerne in der Mitte oder oberhalb der Mitte der Zelle, innerhalb dieses Raumes jedoch an ganz verschiedenen Stellen. Die langgestreckten Kerne (Figuren 26—30) liegen meist quer oder ein wenig schief zur Längsachse der Zelle: parallel zu derselben liegen sie seltener. Stets liegen sie dem peripheren Plasmaschlauche an und nehmen, im Falle sie quer liegen, die Wölbung der Zelle an.

Bei Betrachtung der Kerne (Figuren 14—27) fällt das Fehlen einer Membran sofort in die Augen. Selbst mit den stärksten Systemen sieht man nur eng aneinander gelagerte Körnchen. Selbstverständlich muß schon aus physikalischen Gründen ein, wenn auch noch so zartes Häutchen die Kernsubstanz vom Zellplasma trennen. Dagegen tritt in den unteren Zellen, die schon die Tendenz zur Fragmentation zeigen, eine deutliche Membran mit den gewöhnlichen Eigenschaften auf (Figuren 28—31). Bei *Ant. plumula*

fehlt somit die Membran allen Zellen bis auf die untersten, während bei *Ant. cruc. v. ten.* dies nur bei den obersten und jüngsten der Fall war.

Auf den Kern selbst eingehend sei bemerkt, daß auch bei *Ant. pl.* zunächst nur eine sehr feine Körnelung im Kern zu sehen ist (Figuren 14, 15), aus der dann erst durch die regelmäßige Lagerung der Lininsubstanz das Reticulum herausgearbeitet wird. Der Kern in Fig. 16 zeigt beispielsweise dasselbe teilweise ausgebildet. Überraschend groß sind in den folgenden Kernen (Figuren 17—23) die Maschen. Diese Kerne zeigten starkes Wachstum — für dieses gilt gleichfalls das schon oben Gesagte —, dabei erweitern sich die ursprünglich kleinen Maschen, was mit dem Auflockerungsprozesse im Zusammenhange steht. Dieselben sind teils mit ihrem homogenen Inhalte gefüllt, teils enthalten sie einen fein gekörnelten Inhalt (Figuren 18—21). Dieser Inhalt wird in den Kernen (Figuren 25, 26, 27) so dicht, daß das Maschenwerk nur selten an einzelnen Stellen hervortritt.

Die jüngeren Kerne wiesen auf zahlreichen Entwickelungsstadien neben den Nukleolen auch größere Chromatinkörner auf. Selbe sah ich zunächst in Kernen, die noch vollständig embryonalen Charakter trugen (Figuren 15, 16). Auch sie wachsen gleichzeitig mit dem Kerne heran (Figuren 17, 19). Doch gelang es mir nicht, größere Körnchen als die in dem in Fig. 19 dargestellten Kerne zu sehen. Auf älteren Stadien waren sie verschwunden. Der Wachstumsprozeß dieser Chromatinkörperchen spricht gegen eine Deutung derselben als Pseudochromosomen.

Der Nukleolus zeigt schon in den jüngsten Kernen die Tendenz zu starkem Wachstum. Denn schon der ganz junge Kern in Fig. 14 führt einen Nukleolus von unregelmäßiger Umgrenzung, der in den beiden Kernen (Figuren 15, 16) diese Eigenschaft in noch höherem Grade besitzt und zugleich mit pseudopodienartigen Fortsätzen in das Maschenwerk des Kerns greift. Der Wachstumsprozeß von Kern und Nukleolus geht zunächst noch vollständig parallel (Figuren 17, 18). Die Fig. 18 wurde hier eingeschoben, da in nächster Nähe des großen primären Nukleolus zwei kleinere von scharfer Umgrenzung und rundlicher Gestalt entstanden sind, die meinem Dafürhalten nach nicht aus dem großen durch Fragmentation hervorgegangen sind. Ohne daß aber im Kern ein Stillstand in seiner Vergrößerung eintritt, wachsen die Nukleolen sehr stark heran und vermehren sich (Fig. 19). Dieser Kern enthält bereits drei große

Nukleolen, wiederum mit unscharfer Umgrenzung und den charakteristischen Fortsätzen. Daß wir diese Fortsätze mit einer Substanzaufnahme in Beziehung bringen müssen, ist klar, da wir die Kernkörperchen lebhaft wachsen und sich vermehren sehen. In dem Kerne der Fig. 20 sehen wir den Vorgang der Nukleolenzerspaltung sehr deutlich. Rechts und unten liegt je ein in eine Spitze ausgehender Nukleolus. Der ursprünglich vorhandene dritte obere dagegen ist zunächst in zwei zerfallen und diese zwei weisen durch ihre gebuchtete Oberfläche sowie durch ihre teilweise schon tiefer gehenden Einkerbungen auf eine kontinuierlich vor sich gehende Zerspaltung hin. Nun geht die Vermehrung ungemein rasch vor sich. Der Kern in Fig. 21 führt bereits neun deutliche Nukleolen und der in Fig. 22 zeigt einen zentralen Herd, von dem aus bereits Kernkörper nach außen abgegeben werden. Dieser Prozeß spielt sich hier weit klarer und großartiger ab als bei *Ant. cruc. v. ten.* Wie sie immer kleiner und undeutlicher werden, je näher sie der Kernoberfläche zu liegen kommen, das läßt sich mit aller Sicherheit verfolgen. Wir werden daher die mittleren Partien des Kernes meist als den eigentlichen Entstehungsherd des Nukleolus betrachten müssen. Sehen wir doch auch den in Einzahl vorhandenen Nukleolus im ganzen Pflanzenreich normalerweise in der Mitte des Kernes liegen.

Die Riesenkerne (Figuren 24—27), die den unteren stärker beästeten Teilen der Hauptstämme und den großen Langtrieben eigen sind, erscheinen immer vollgestopft mit mannigfach geformten Nukleolen. Auch bei diesen liegen die stärker gefärbten Körperchen mehr im Innern; doch treten zahlreiche Nukleolen bis fast an die Oberfläche heran. Nicht minder zahlreich sind die Nukleolen in den Kernen der untersten Zellen (Figuren 29—30); doch läßt sich hier eine Nukleolenabgabe nach außen weniger beobachten. Hier scheint die Substanz aufgespeichert zu werden.

Solch eine gewaltige Produktion von Nukleolarsubstanzen ist in Pflanzenzellen, soweit ich die Literatur einsehen konnte, kaum zur Beobachtung gekommen. Am meisten Ähnlichkeit weisen noch die von Zimmermann[1]) bei einer *Chara spec.* gefundenen Kerne in den älteren Blattzellen auf, in denen die Nukleolarsubstanz in sehr zahlreichen verschieden gestalteten Körperchen vorhanden ist.

---

1) A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes, S. 39, Jena 1896.

Doch hat sie Zimmermann nicht unter den oben entwickelten Gesichtspunkten studiert. Die ebenfalls in großer Anzahl vorhandenen Nukleolen in dem Embryosack-Wandbelage verschiedener Liliaceen, z. B. *Lilium Martagon*, scheinen mir nicht direkt mit den hier beschriebenen Nukleolen vergleichbar zu sein. Ihre Zahl ist zwar auch dort eine sehr beträchtliche, indessen sind sie morphologisch und ihrer Funktion nach von den beschriebenen ganz verschieden.

Kerne mit so massenhafter Nukleolarsubstanz, so mannigfacher Form und häufig so charakteristischer und auffälliger Lage, drängen wohl die Überzeugung auf, daß sie wichtige Aufgaben zu erledigen haben. Es mußte deshalb gleich beim ersten Anblick eine Frage in Betracht gezogen werden: sind die Kerne bei *Ant. plumula* immer so beschaffen? Die zuerst untersuchten Pflanzen stammen von Ende September, in welcher Zeit sie sich dem Ende ihrer zweiten Hochzeit (Sept./Okt.) schon näherten. Die Pflanze war weiters steril. Wie also, so fragte man sich weiter, werden die Kerne beschaffen sein während des üppigsten Wachstums der Pflanze, während ihrer Hochzeit? Wie, wenn sie nicht steril, sondern über und über mit Tetrasporangien versehen sind?

Ich fand heuer (1910) die ersten Exemplare anfang März. Sie waren steril und noch klein. Die Untersuchung der Kerne zeigte keinen wesentlichen Unterschied gegenüber den sterilen Herbstexemplaren. Die alle 14 Tage nun vorgenommene Untersuchung belehrte mich, daß eine teilweise recht beträchtliche Abweichung der Kerne gegenüber den Herbstkernen zutage trat, sei es in bezug auf ihre Größe, Form oder Nukleolensubstanz, insofern diese in größeren Dimensionen auftraten. Doch traten diese Abweichungen nur in manchen Exemplaren auf. Während der Hochzeit (Anfang April bis Mitte Juni) hatte die Pflanze alle Steine beim Leuchtturm von Triest, sowie am unteren Ende des alten Wellenbrechers an dessen innerer Seite okkupiert, in einer Tiefe von ca. $^3/_4$ m unter der Ebbelinie bis auf ca. 3 m Tiefe. Zu dieser Zeit fixierte ich nachmittags um 5 Uhr im Boote das frisch aus dem Meere genommene Material und behandelte es wie oben angegeben.

Die jungen Kerne, welche in bezug auf die Zellage an der Pflanze denen in Figuren 14—16 entsprechen würden, waren etwas größer und zeigten ausnahmslos einen größeren Nukleolus, der aber im übrigen in seinen Eigenschaften beispielsweise den Fortsätzen übereinstimmte. Die den Herbstkernen der Figuren 17—21 ent-

sprechenden Frühjahrskerne wiesen dagegen bei gleichen oder etwas größeren Dimensionen weit größere Mengen von Nukleolen auf. Erwähnt sei besonders, daß vielfach ein sehr großer Nukleolus im Zentrum des Kernes gelegen angetroffen wurde, nach dessen Teilung dann 2—4 große, dicht aneinander gelagerte Schollen vorhanden waren. Die Kerne der Langtriebe zeichneten sich durch ganz besonders reichliche Nukleolenbildung aus und stellten gelappte (Fig. 33), mehr kuglige Formen dar, während die Herbstkerne mehr plattenförmige und bandförmige Gebilde repräsentierten. Das scheint mir ein wesentlicher Unterschied zu sein. Beachtung verdienen diese dicken Frühjahrskerne einer anderen auffälligen Erscheinung wegen.

Schon bei schwacher Vergrößerung bemerkt man an vielen unter ihnen einen hellen Fleck, der bei stärkerer den Anschein erweckt, als ob ein Loch in sie führen würde. Dieser auffälligen Erscheinung eine eingehende Prüfung widmend, stellte man fest, daß tatsächlich eine Öffnung mit scharfem Rande da war. Bei tieferer Einstellung sah man die Wand, die die Offnung, oder besser gesagt, den Kanal umgrenzte (Fig. 35). Dieser verlief teils in gerader Richtung in den Kern hinein (Fig. 33), teils schief nach abwärts oder bog mehr oder minder scharf seitlich ab. Gegenüber solchen Beobachtungen schien noch eine besondere Kritik und Reserve geboten. Denn wenn auch Guttenberg[1]) in den Kernen der Wirtszellen mit *Synchytrium*-Gallen umfangreiche Kanalsysteme aufdeckte, die durch einen Porus nach außen münden, und des ferneren jene Kerne mit den hier beschriebenen die Lappung, den reichlichen nukleolären Inhalt und eine bedeutende Größe gemein haben, so mußte ich mir doch sagen, daß bei *Antithamnion* normale Kerne vorliegen, während die von Guttenberg beschriebenen Wirtszellen durch die Pilzgalle krankhaft verändert sind.

Daher prüfte ich, ob die Kerne nicht etwa durch die Fixierung geplatzt waren. Dagegen sprach, daß ich bei gleicher Fixierung und völlig gleicher sonstiger Behandlung niemals die Poren bemerkt hatte und des ferneren der Umstand, daß sie nur an den Kernen jener längeren und dickeren Zellen zu sehen waren, die den mittleren und unteren Teilen der Langtriebe angehörten. Daß Schrumpfung nicht die Ursache sein konnte, scheint daraus hervorzugehen, daß in Zellen mit Schrumpfung die Erscheinung genau so auftrat, wie

1) v. Guttenberg, Cytologische Studien von *Synchytrium*-Gallen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LXVI, S. 458, 459, 464, 469.

in normal gebliebenen. Ferner fand ich während der Zeit vom 15. Mai bis 15. Juni bei der nach je 14 Tagen vorgenommenen Untersuchung jedesmal die Kanäle. Später war ich nicht mehr imstande, sie zu sehen, wiewohl ich von denselben Lokalitäten die Pflanzen nahm und natürlich auch sonst gleich behandelte,

Jene Pflanzen waren in üppigster Fruktifikation und zeigten überdies lebhaftes Wachstum. Diese dagegen waren klein, und wenn sie auch fruktifizierten, so war die Menge der Sporen weit geringer. Wir können daher wohl auch die physiologischen Zellvorgänge bei jenen als weit energischer annehmen.

Die Kerne haben gewiß mit typischen Drüsenkernen soviel gemeinsam, daß ein Ausführungsgang gar nicht befremden kann.

Die Exemplare von Ende Juni und Juli wiesen im Durchschnitt kleinere Kerne auf als die Herbst- und Frühjahrsexemplare. Die Anzahl der Nukleolen war gleichfalls geringer geworden. Nur die Mannigfaltigkeit in der Form der Kerne war erhalten. Zu dieser Zeit näherte sich die *Antithamnion*-Vegetation ihrem Ende. Die Pflanzen waren sehr klein, aber merkwürdigerweise traten jetzt gerade an den kleinsten Exemplaren die schönsten Antheridien und Cystocarpien auf. Die Exemplare mit mehr oder weniger reichlicher Tetrasporangienbildung trugen zu meiner nicht geringen Überraschung schöne, große Seirosporen an den Enden in der typischen Ausbildung wie bei *Seirospora Griffithsiana*. Die Beobachtung ist wichtig, weil Schmitz (Ber. d. d. Bot. Ges., 1893, S. 285: Die Gattung *Microthamnion J. Ag.* [= *Seirospora Harv.*]) gleichfalls Seirosporen bei unserer Pflanze beobachtet hat. Seither scheinen sie nicht mehr beobachtet worden zu sein.

Antithamnion plumula mit geschlechtlichen Sporen sah ich Ende August 1909 in Helgoland an Präparaten, die Herr Dr. M. Plaut unter Prof. Kuckucks Leitung angefertigt hatte. Diese vorzüglichen Exemplare, die ich dank dem Entgegenkommen des Herrn Plaut studieren konnte, wiesen Kerne auf, wie ich sie für die Juni-Juli-Exemplare Triests oben beschrieben habe.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, daß die Kerne von *Ant. plum.* am größten und mit den zahlreichsten Nukleolen dann versehen sind, wenn sie unter den günstigsten äußeren Lebensbedingungen stehen (Hochzeit). Wenn sich somit der Einfluß äußerer Faktoren bis in den Kernen äußert, so kann das mit Rücksicht auf ihre Bedeutung nicht wunder nehmen. Das zeigen auch die Unter-

suchungen von Frank Schwarz[1]), denen zufolge mit ungünstigen äußeren Lebensbedingungen und dadurch hervorgerufenem langsamen Wachstum eine weitgehende Abnahme, bei kräftigem Wachstum dagegen eine Vermehrung der Chromatinmenge verbunden ist. Und bezüglich der Nukleolen sei auf eine Angabe von Zacharias[2]) verwiesen, daß bei *Galanthus* das Altern der Blätter einhergeht mit einer Abnahme der Nukleolarsubstanz der Kerne.

Der Einfluß der Verdunkelung auf die Kerne von *Antithamnion plumula.*

Den Einfluß der Verdunkelung studierte ich an Pflanzen, die während ihres massenhaftesten Auftretens gefischt worden waren.



Fig. 8.
Kern nach 48-stündig. Verdunkelung. Vergr. 1000.

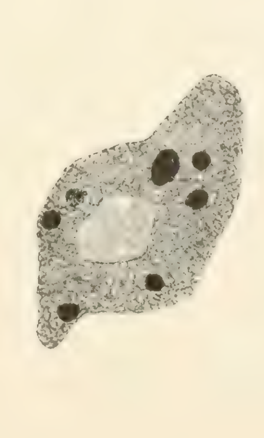


Fig. 9.
Kern nach 24-stündiger Verdunkelung mit Porus. Vergr. 1000.

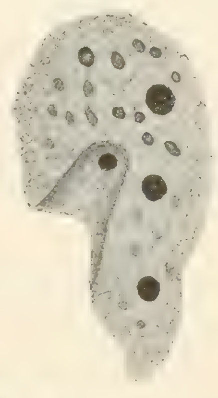


Fig. 10.
Kern bei mittlerer Einstellung gezeichnet, nach 16-stünd. Verdunkel. Die Nukleolarsubst. erst teilw. in größeren, dichten Nukleolen vereinigt. Kern auf der einen Seite tief eingedellt. Vergr. 1000.

In Kulturgläser gebracht verblieben die Pflanzen unter den oben angegebenen Modalitäten bis zu 48 Stunden im Aquarium. Länger als 4 Tage dauernde Verdunkelung ertrugen die Pflanzen nicht gut. Welchen Einfluß auf die im folgenden zu beschreibenden Veränderungen der Kerne die im Aquarium etwas höhere Temperatur als im Meere (18° : 14° C.) sowie verschiedener Gasgehalt hatten, läßt

1) Fr. Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Cohns Beitr. z. Biologie der Pflanzen, Bd. 5, Heft 1, S. 85.

2) E. Zacharias, Über den Nukleolus. Bot. Ztg., 1885, S. 257.

sich nicht näher angeben. Durch Zusatz von einigen Tropfen Knopscher Nährlösung zu den Kulturen suchte ich einen Mangel an Nährsalzen auszuschließen.

Schon nach 24 Stunden dauernder Verdunkelung, besonders aber nach 48-stündiger waren alle kleinen Nukleolen geschwunden. Die übrig gebliebenen waren groß, abgerundet, von sehr dichter Beschaffenheit und stark tingierbar (Textfig. 8, 9, 10). Somit traten auch hier dieselben schon oben für *Ant. cruc. v. ten.* angegebenen Erscheinungen auf. Nicht unerwähnt möge bleiben, daß speziell in jüngeren Langtrieben in der Nähe der Kerne, demselben häufig anliegend, 1—6 mit Delafield-Hämatoxylin nicht tingierbare runde Körper auftraten (Textfig. 11). Ihre Größe wechselt je nach der Zahl. Wiewohl die Stärkereaktion sehr undeutlich ausfiel, glaube ich mit Rücksicht auf ihre deutliche konzentrische Schichtung, sowie die Reaktion gegenüber Jodjodkali, daß es Florideen-Stärke ist. Wenn solche von zahlreichen derartigen Körnern umgebene Kerne häufig ganz auffällig verarmt an Nukleolarsubstanz sind, glaube ich doch nicht an eine Abgabe zu ihrem Aufbau. Denn sie treten nicht bloß an verdunkelten Pflanzen, sondern auch an den frisch dem Wasser entnommenen auf.

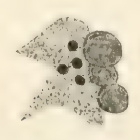


Fig. 11.
Kern durch 30 Std. verdunk., mit den anliegenden großen, aus Rhodophyceen-Stärke (?) bestehenden, geschichteten, kugligen Körp. Vergr. 650.

Dieses abweichende Verhalten der Kerne verdunkelter Pflanzen scheint mir größter Beachtung wert zu sein. Es läßt sich mit Rücksicht auf das ganz gleiche Verhalten der verdunkelten Kerne von *Ant. cruc. v. ten.* auch nur in demselben Sinne deuten, daß durch die Verdunkelung eine Unterbrechung in der Nukleolarproduktion eintritt, ein Teil zu Beginn der Verdunkelung aus dem Kerne hinausgeschafft, der übrige aber im Kerne festgehalten wird und die runden dichten Nukleolen bildet. Dafür spricht auch hier die Tatsache, daß die Pflanzen, unter normale Lebensbedingungen gebracht, schon am zweiten Tage wieder Kerne mit sich spaltenden alten und kleinen neugebildeten Nukleolen führen.

Mit diesen meinen Untersuchungsergebnissen bin ich in Gegensatz zu denen von E. Zacharias gekommen. Allerdings sah auch er in den alternden Blättern von *Galanthus* durch Verdunkelung eine Abnahme von Nukleolarsubstanz eintreten[1]). Allein dieselbe war schon an und für sich eine Folge hauptsächlich des Alterns

1) E. Zacharias, a. a. O., S. 293 ff.

der Blätter. Dagegen konnte dieser Autor bei *Spirogyra* trotz 14-tägiger Verdunkelung eine Abnahme der Nukleolen nicht bewirken und Johow machte ähnliche Erfahrungen mit Nitella[1]). Offenbar stellen die untersuchten Rotalgen gegen Verdunkelung weit empfindlichere Pflanzen dar. Sahen wir doch oben bei *Ant. cruc. v. ten.* infolge Verdunkelung nicht bloß eine Verminderung der Nukleolarsubstanz, sondern auch das Auftreten neuer eigentümlicher Körnchen in den Basiszellen der Kurztriebe, die bei eintretender Belichtung nach einigen Tagen wieder verschwanden. Somit spielen sich unter dem Einflusse der Verdunkelung hier weitgehende physiologische Prozesse ab.

Das Verhalten gegenüber Reagentien.

Die eigentümlichen Kernverhältnisse, nicht zuletzt die zusammenfassende Arbeit von E. Zacharias: Die chem. Beschaffenheit von Protoplasma und Zellkern in dem Progr. rei bot., 1909, III. waren mir Veranlassung, mich an der Hand einiger Reaktionen über das Verhalten der Kerne bei *Ant. plum.* zu orientieren. Dabei hoffte ich besonders die Frage, ob echte Nukleolen vorliegen, zu entscheiden.

1. Der Einfluß von konz. Natriumkarbonat.

Ant. plum. wurde um 5 Uhr nachmittags — der Himmel war völlig wolkenlos von früh an gewesen — gefischt und sofort, nachdem das Meerwasser mit Fließpapier abgetupft worden war, in das konz. Natriumkarbonat gebracht. Nachdem es 1 Std. 40 Min. darin gelegen, wurde es untersucht. Es zeigte sich fast gar keine Quellung und alle Zelleu hatten ihre normale Lage ausgezeichnet bewahrt. Selbst die sonst so leicht quellbaren Membranschichten zeigten eine kaum merkbare Quellung. Die bekanntlich lang ausgezogenen bandförmigen oder spindeligen Chromatophoren der großen Gliederzellen der Hauptstämmchen und der Langtriebe waren abgerundet, scheibenförmig oder annähernd kuglig. Dort, wo sie sich berühren, sind sie abgeplattet. Ihre Konturierung ist überall eine scharfe. Ihre Färbung haben sie hingegen nicht verloren. Der Kern ist durch die Chromatophoren noch verdeckt.

Nach 24-stündigem Verweilen in dieser Lösung war die Form und die Lage der einzelnen Äste und Zellen in gleich vorzüglicher Weise erhalten. Quellung war gleichfalls nicht eingetreten und

1) Zitiert nach Zimmermann: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896, S. 80.

selbst der Zellinhalt wies nirgends eine Kontraktion auf. Die Chromatophoren hatten keine weitere Veränderung, von einer weniger scharfen Konturierung abgesehen, erfahren. Hin und wieder sieht man, besonders an den ältesten Teilen der Stämmchen sehr gut erhaltene Chromatophoren. Hingegen ist die Färbung der Pflanzen eine grünliche geworden; insbesondere zeichnen sich da die Tetrasporangien aus. Der Kern nicht besonders gut sichtbar.

Nun erfolgte Auswaschen in Leitungswasser, sodann in Aqua destillata durch im ganzen zwei Stunden und Übertragung in Hämatoxylin nach Delafield. Nach der Differenzierung erfolgte Entwässerung und Aufhellung in Glyzerin, worin die Präparate auch eingeschlossen wurden.

Der Kern der Tetrasporenmutterzelle trat durch seine diffuse Blaufärbung deutlich hervor; er war verschwommen und Details konnten weder an ihm noch an jenen der Kurztriebzellen und jüngeren Langtriebzellen konstatiert werden. Die Abgrenzung gegen das Plasma ist ganz verschwommen und von einem Kernreticulum keine Spur zu sehen. Desgleichen waren auch die Nukleolen nur in einer verschwindend kleinen Zahl von Kernen zu sehen. Dieselben waren sehr schwach gefärbt und eben nur gerade noch zu konstatieren. Sonst sah ich von Nukleolen nichts trotz Anwendung künstlicher, scharfer Beleuchtung. Dieses Verhalten des Kernes stimmt mit dem von Zacharias für die Nukleine angebenen überein; doch haben die *Antithamnion*-Kerne eine auffallend geringe Widerstandskraft gegenüber konzentrierter Sodalösung.

Weiter wurde *Ant. plum.* zunächst durch 15 Min. in absolutem Alkohol fixiert und dann in konzentrierte Sodalösung auf 24 Stdn. gebracht. Bei dieser Behandlung blieben die Chromatophoren normal. Die Form der Zellen war gut erhalten und die Quellung gering. Dagegen war der Zellinhalt zerrissen und teilweise kontrahiert. Die Färbung der Zellen ist schwach grünlich, die Tetrasporangien erscheinen schön grün gefärbt. Vom Kern ist nichts Deutliches zu sehen. Nach der Färbung mit Delafields Hämatoxylin und Aufhellung und Einbettung in Glyzerin ließ sich leicht feststellen, daß die Einwirkung auf den Kern eine weit intensivere war, da jetzt auch in Tetrasporangienmutterzellen die Kerne ganz verschwommen und fast ungefärbt waren. In den übrigen Zellen konnte ich nirgends etwas vom Kerne sehen. Wo er gelegen hatte, sah man höchstens einen violetten Hauch, der sich durch einige schwach gefärbte Nukleolenrelikte als Kernreste identifizieren ließ.

Einwirkung von 0,3 % HCl.

Die frisch in 0,3 % HCl gebrachten Pflanzen waren nach 24-stündigem Verweilen zerfallen, aber noch schwach rot gefärbt. Die Chromatophoren ließen sich nur an den größeren Zellen als helle Streifen erkennen; ihre Konturen waren unscharf. Der Inhalt der Zellen ist stark verändert. Stellt man auf die Mitte einer jüngeren Zelle ein, so erscheinen an der Zellwand zunächst die Chromatophoren. Sie sind völlig homogen geworden und stark gequollen. Ferner treten besonders in kleineren Zellen mehr in deren Mitte stark glänzende, kurzspindelige oder halbmondförmige Körperchen auf, die entweder unregelmäßig zerstreut, einzeln, zu mehreren oder in großen Mengen gehäuft beieinander liegen (Textfig. 12). Da sie schon nach kurzer Einwirkung der 0,3-proz. Salzsäure erscheinen, sind sie offenbar durch das Reagens ausgefällt worden. Die nähere Untersuchung dieser Körper lag vorderhand nicht in meinem Interesse. Der Kern und dessen Bau ist in allen nicht durch Kontraktion und Zerreißung des Inhaltes beschädigten Zellen gut wahrnehmbar. Das Kerngerüst ist scharf erhalten. In den Ecken der Kernmaschen fallen kleine glänzende Teilchen auf. Nukleolen erscheinen weder gefärbt, noch waren sie mit der Immersion nachweisbar.



Fig. 12.
Zelle nach Einwirkung von 0,3 % HCl mit homogen. Chromatophor. und den spindligen Körnch. Vergr. 1000.

Auch hier wurden Pflanzen in absol. Alkohol gegeben. Nach 10 Min. waren die vegetativen Teile grün gefärbt. Die Kollode war nicht gequollen, aber die Zellen zeigten meist beträchtliche Schrumpfung und zerrissenen Inhalt. Die Tetrasporangien- resp. Sporen waren schön rot geblieben. Nach $^3/_4$-stündigem Verweilen im absolut. Alkohol waren die Pflanzen entfärbt. Etwas Material hiervon wurde unter ein Deckglas gebracht und bei Zusatz von einigen Tropfen 0,3-proz. Salzsäure beobachtet. Dabei trat das bekannte Verhalten des Rhodophyceen-Farbstoffes auf: die Pflanzen wurden zunächst blaß-rötlich, dann immer stärker rot, bis nach einigen Minuten die fast ursprüngliche Intensität und Qualität der Farbe vorhanden war. Die Membranschichten beginnen nach dem Salzsäurezusatz sofort zu quellen und die Zweige strecken sich. Die Änderung der Zellbestandteile konnte infolge der eingetretenen Färbung nicht verfolgt werden.

Waren Pflanzen durch eine Stunde in absol. Alkohol gelegen und dann durch 24 Stunden in 0,3-proz. Salzsäure, so erschienen die Membranschichten etwas gequollen, der Zellinhalt zerrissen und zwar mehr in älteren, weniger in jüngeren Zellen (= Wirkung des Alkohols). Die Tetrasporangien waren rötlich gefärbt, die Äste farblos.

Gegenüber dem frisch in die Salzsäure gebrachten Materiale waren folgende Unterschiede vorhanden: der Zellinhalt wenig angegriffen; Chromatophoren samt Plasmaschlauch auch wenig gequollen. Spindelförmige Körper nicht vorhanden, dafür aber in geringerer Anzahl Körnchen von rundlicher Gestalt. Der Kern wie in dem anderen Material scharf und deutlich gezeichnet. Nukleolen meist schön sichtbar mit Delaf.-Hämatoxylin gefärbt, sogar an vielen Zweigen tadellos erhalten.

Das auffällige Verhalten bei Verdunkelung bestimmte mich noch zu folgendem Versuche. Frisch dem Meere entnommene Pflanzen wurden durch 24 Stunden verdunkelt und sodann auf 24 Stunden in eine 0,3-proz. Salzsäure getan. Es ergab sich, daß die Kerne wie überhaupt die ganze Zelle wenig angegriffen worden war. Die Chromatophoren ließen sich in vielen Fällen sehr gut verfolgen. Besonders aber hatten die Kerne einmal in bezug auf ihre Gestalt als auch ihre Struktur weit besser dem Reagens Widerstand geleistet als die obigen nicht verdunkelten, aber sonst gleich behandelten Pflanzen. Dies zeigte sich auch darin, daß die Nukleolen gut färbbar waren und wohlumschrieben hervortraten, und zwar genau so, wie ich das oben für die verdunkelten Kerne beschrieben habe. Wenn man nach den Gründen frägt, welche die größere Widerstandskraft gegenüber 0,3-proz. Salzsäure der verdunkelten Pflanzenzellen im Gegensatz zu den nicht verdunkelten bewirken, so können dieselben wohl nur darin gegeben sein, daß die Kerne durch die Verdunkelung in eine Art Ruhestadium kommen, dem ja bekanntlich allgemein eine große Widerstandskraft gegen äußere Einflüsse eigen ist.

Einwirkung von 10-proz. Steinsalzlösung.

Die Einwirkungsdauer auf frische Pflanzen betrug 24 Stunden.

Die Chromatophoren wiesen darnach eine leichte Quellung auf, hin und wieder sah man sie zusammengezogen und in der mittleren Partie bauschig angeschwollen. Der Plasmaschlauch war in den größeren Zellen teilweise zerrissen.

Nach der Färbung war bei Beobachtung in Glyzerin der Kern fast gänzlich verschwunden, vom Netzwerk und von Nukleolen war keine Spur mehr zu sehen. Nur in älteren Zellen sah ich einige Male einen verschwommenen, ganz unregelmäßig begrenzten Fleck, der völlig homogen erschien. Somit erwies sich die 10-proz. Steinsalzlösung als ein sehr energisches Lösungsmittel der Kernsubstanzen, speziell der Nukleolen der untersuchten Florideenkerne. Mit diesen stimmt die von Zacharias gemachte Beobachtung an Kernen von *Galanthus* gut überein, der nach mehrtägigem Verweilen in derselben Lösung eine große Menge von Nukleolensubstanz entfernt und nur geringe lockere Reste übrig geblieben sah.

Einwirkung von Pepsin-Salzsäure.

Diese Verdauungsflüssigkeit, von Grübler bezogen, ließ ich durch drei Tage bei einer Zimmertemperatur von 20—26° C einwirken, nachdem ich die Pflanzen vorher in Alk. absol. durch 6 Stunden hatte liegen lassen. Frisch in die Verdauungsflüssigkeit gebrachtes Material kam nicht zur Untersuchung.

Im Salzsäure-Pepsin zerfielen die Pflanzen alsbald in einzelne Stücke; durch Schütteln konnte vollständiger Zerfall herbeigeführt werden. Quellung spez. der Membranschichten trat immer auf. Die Chromatophoren erschienen in den jüngeren Zellen schwach körnelig bis homogen, in den älteren homogen mit teilweise verwischten Grenzen und gequollen. In den jüngeren und mittleren Zellen erschienen wiederum jene spindeligen stark glänzenden Gebilde, wie sie schon oben nach Einwirkung von 0,3 % Salzsäure auftraten und beschrieben wurden. Doch waren sie jetzt bei gleicher Länge weit dicker und nicht in so großer Zahl vorhanden. Die aus den Zellen durch die Verdauungsflüssigkeit herausgelösten Substanzen scheint keine geringe zu sein; nähere Angaben kann ich aber nicht machen.

Der Kern war immer ausgezeichnet erhalten. Innerhalb der scharfen Umrisse trat das Kerngefüge klar hervor. Nukleolen hingegen kamen niemals mir zu Gesicht, weder gefärbt noch ungefärbt, wiewohl der Kern sein Tinktionsvermögen nicht eingebüßt hatte. Dafür aber treten hellere Stellen auf in größerer Anzahl und so gelegen, daß sie offenbar die herausgelösten Nukleolen vertreten. Das Herauslösen der Nukleolensubstanz durch die Pepsin-Salzsäure stimmt wiederum mit den Befunden von Zacharias an den Nukleolen von *Galanthus nivalis* überein.

Als wichtigstes Ergebnis der vorgenommenen Reaktionen ergibt sich für die vorliegende Arbeit, daß die oben als Nukleolen auf Grund ihres morphologischen, entwicklungsgeschichtlichen und färberischen Verhaltens angesprochenen Gebilde tatsächlich aus Nukleolensubstanz bestehen, sowie daß der Kern der untersuchten Floridee chemisch sich mit den von Zacharias für viele pflanzliche Kerne angegebenen Tatsachen deckt.

Gehen wir zum Schlusse auch hier wieder an die Diskussion der Frage, in welchem physiologischen Zusammenhange mit der Zelle die Lage, Form und der Inhalt des Kerns steht.

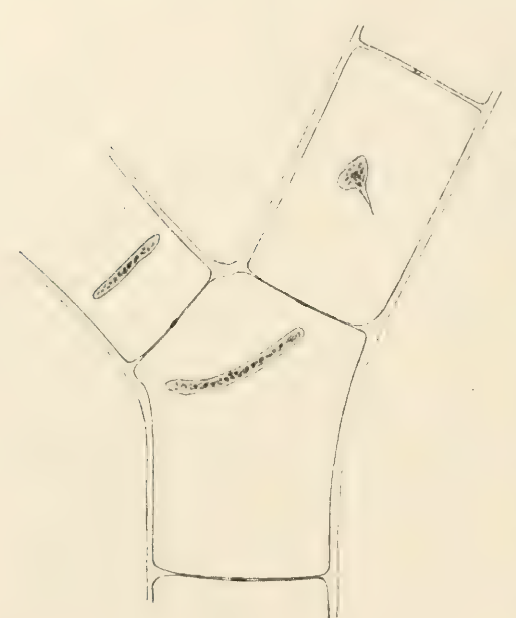


Fig. 13.
Der Kern der tragenden Langtriebzelle lang ausgezogen und mit seinen beiden Enden gegen die Basis der aufsitzenden Zellen schauend. Vergr. 108.

Was hier über die Lage des Kernes in zellphysiologischer Beziehung zu sagen wäre, wurde schon oben zum größten Teile bei Behandlung derselben Frage bei *Ant. cruc. v. ten.* gesagt. Hier möchte ich nur auf einige wenige auffällige Lagen des Kernes hinweisen, die uns recht deutlich die Bedeutung derselben vor Augen führen. Entspringt von einem Hauptstämmchen oder einem Langtrieb ein neuer Langtrieb, so daß auf einer Zelle zwei andere gabelig aufsitzen (siehe Textfig. 13), so rückt der Kern meistens von der Mitte der tragenden Zelle gegen die Basis der beiden Zellen vor und seine Enden schauen gegen die beiden Zellen. Oft sieht man auch, wie der an den Tüpfel der Basiszelle eines Kurztriebes herangetretene Kern einen Fortsatz gegen den Tüpfel aussendet (Textfig. 14). Wenn man auch nicht imstande ist, aus den sich momentan darbietenden Erscheinungen die jene Lageveränderungen resp. Formveränderungen bedingenden Ursachen klar zu erkennen, sie müssen

doch vorhanden sein, genau so wie in anderen Fällen, wo die Ursachen erkannt werden konnten (Haberlandt[1]), Lage des Zellkernes und das Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut).

Die Kernform war bei *Ant. cruc. var. ten.* nicht besonders abwechslungsvoll; bei *Ant. plumula* hingegen wechselt sie kaleidoskopähnlich fast von Zelle zu Zelle. Das zeigt das große Selbstgestaltungsvermögen der Kerne. Die langen, gestreckten Kerne (Taf. II, Fig. 26—30), die quer zur Längsrichtung liegen, beweisen dadurch, daß ihre Gestalt nicht durch Zug usw. während des Längenwachstums der Zelle erzwungen ist. Besonders muß auf die oben beschriebenen Lappungen der Kerne verwiesen werden. Wir müssen sie in Anbetracht gleichartigen Verhaltens von tierischen und auch

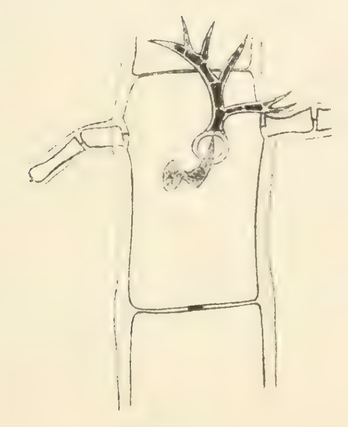


Fig. 14.
Der Kern einer Langtriebzelle hat einen Fortsatz gegen die Basis eines Kurztriebes entsendet. Vergr. 108.

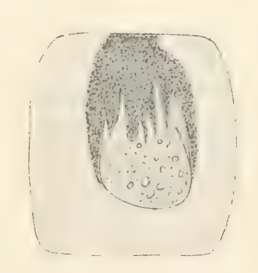


Fig. 15 n. Korschelt.
Eifollikel (Keimbläschen) mit Kern, der Fortsätze nach der Richtung aussendet, von wo Substanz in die Zelle einströmt.

pflanzlichen Kernen auf Grund eines Analogieschlusses mit physiologischen Vorgängen im Zellenraume in Beziehung bringen, und zwar mit einer Stoffaufnahme resp. Stoffabgabe. Ich will nochmals erinnern, daß sich die gelappten Kerne nur in den Hauptstämmchen und besonders in den Langtrieben finden. Diese Organe stellen die großen Leitungsröhren der organischen Substanzen dar, an denen die Kurztriebe, die Herde der Assimilation, befestigt sind. Da die Pflanze mit ihrer ganzen Oberfläche aus dem umgebenden Medium die Nährsalze aufnimmt, so kann wohl im wesentlichen nur Leitung von organischen Substanzen in Betracht kommen und inso-

1) Physiolog. Pflanzenanatomie, 1909, S. 24, 25.

fern liegen die Verhältnisse hier einfacher als bei höheren Pflanzen. Dazu kommt noch die aller Wahrscheinlichkeit nach in den großen Zellen vor sich gehende Umsetzung der aus den Kurztrieben in jene geströmten Assimilate, woran der Kern jedenfalls großen Anteil hat.

Daher bringe ich die Kernfortsätze mit einer Stoffaufnahme, ev. mit einer Stoffabgabe in Zusammenhang. Natürlich stehen uns hier noch nicht Mittel und Methoden zur Verfügung, um für jeden derartigen Kern den einen oder den anderen Vorgang sicherzustellen.

Zur Unterstützung des Gesagten sei auf die bekannten klassischen Untersuchungen von Korschelt[1]) verwiesen, der Gestaltsveränderungen der Kerne besonders in Eizellen und sonstigen lebhaft funktionierenden Zellen feststellte. „Es ergab sich", sagte er a. a. O., „daß die Kerne von Eizellen nach der Gegend hin Fortsätze ausstrecken, in welcher die Aufnahme von Substanz durch die Zelle erfolgt" (Textfig. 15). Die Bildung der Kernfortsätze fand an verschiedenen Seiten des Kernes statt, je nachdem die Haupttätigkeit der Zelle auf der einen oder der anderen Seite vom Kerne gelegen war. Die Bildung der Fortsätze stellt eine Oberflächenvergrößerung des Kernes dar, vermöge welcher dessen Berührungsfläche mit der Zellsubstanz erheblich vergrößert wird. In ähnlicher Weise wurde die Bildung von längeren oder kürzeren Fortsätzen des Kernes bei sezernierenden Zellen verschiedenster Art beobachtet. Hier waren die Fortsätze nach demjenigen Teile der Zelle gerichtet, wo die Sekretion stattfand. Aus beiden Tatsachen konnte geschlossen werden, daß der Kern im einen Falle die aufnehmende, im anderen Falle die abscheidende Tätigkeit der Zelle beeinflußt."

Aus der botanischen Literatur möge besonders auf Guttenbergs cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen hingewiesen sein, der Kerne mit umfangreicher Lappung und einem weitverzweigten System von Kanälen auffand (a. a. O. S. 474—475), „welche das Innere des Kerns durchziehen und insgesamt in einem größeren Kanal nach außen münden, der seinen Ursprung auf der dem Parasiten zugekehrten Seite des Kernes nimmt". Guttenberg hat zweifellos recht, wenn er sagt (S. 461), „daß hier eine Stoffauswanderung durch das Kanalsystem stattfinde, beziehungsweise statt-

1) E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anatomie u. Ontogenie der Tiere, Bd. IV, S. 90, 91.

gefunden habe und das *Synchytrium* auf diese Weise zu Kernsubstanz gelangt".

Während Korschelt mehr die Beeinflussung der Stoffaufnahme resp. -Abgabe in resp. aus der Zelle seitens des Kernes vertritt, habe ich die Lappen resp. Kanäle der Kerne von *Ant. plumula* mit einer direkten Substanzaufnahme resp. Abgabe in resp. aus dem Kerne in Zusammenhang gebracht. Dasselbe tat auch Guttenberg. Aber auch Korschelts zahlreiche Abbildungen rechtfertigen vollständig diese Annahme. Daß natürlich die Kerne hier wie dort großen Einfluß auf die Stoffleitung von Zelle zu Zelle haben müssen, versteht sich von selbst, da ja durch die Stoffaufnahme seitens des Kernes, sowie überhaupt durch dessen Stoffwechsel der osmotische Zustand in der Zelle beständig Veränderungen unterliegt, womit ein Zu- oder Abfließen von Substanz verbunden ist.

Bei *Antithamnion cruc. var. tenuissima* fanden wir in den embryonalen Kernen noch keine Membran. Hier dagegen findet sie sich überhaupt erst in den untersten Kernen, jenen Kernen, die in physiologischer Beziehung zur Ruhe gekommen sind und die Vorbereitungen zu einer Fragmentation treffen. So dürfen wir auch hier das Fehlen der Membran im wesentlichen auf die überaus rege Tätigkeit der Kerne zurückführen, ein Grund, der hier beim Anblick der enormen Mengen von Nukleolen umso augenfälliger wird.

Mit Rücksicht auf die Größe der Zellen bei *Ant. plum.* wird die Kerngröße und die enorme Menge der Nukleolensubstanz im Gegensatz zu *Ant. cruc. v. ten.* verständlich. Ich brauche daher nur auf das zu verweisen, was ich oben über die Bedeutung und Funktion der Nukleolen sagte und hier lediglich zu bemerken, daß sich bei *Ant. plum.* alles in verstärkter Auflage findet.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

Die Kerne von *Antithamnion cruciatum f. tenuissima* Hauck und *Ant. plumula* (Ellis) Thur. wurden von entwicklungsgeschichtlich-physiologischen Gesichtspunkten vergleichend je durch ein ganzes Jahr untersucht.

In bezug auf die Form der Kerne zeigte sich bei *Ant. cruc. f. ten.*, daß die jungen Kerne rundlich, die ausgewachsenen der mittleren Region der Hauptstämmchen langgestreckt, bipolar oder multipolar sind. Die Kerne der unteren Zellen zeigen wiederum rundliche Formen. In den oberen Zellen weisen die Kerne ein be-

deutendes Wachstum auf, erreichen in den mittleren Partien der Pflanze ihre maximale Größe und nehmen nach unten zu wiederum ab bei gleichbleibender Zellgröße. Die Kerne der Kurztriebe sind klein, nur die unterste Zelle führt einen ansehnlichen, dauernd teilungsfähigen Kern.

Den jüngsten Kernen fehlt eine Membran, desgleichen auch das Kernnetz. Beide entwickeln sich erst während des Kernwachstums. Diese jüngsten Kerne führen einen körnigen Inhalt mit einem dichten, großen, stark färbbaren Nukleolus, der bei Kernteilung ausgestoßen wird. In den ausgewachsenen Kernen kommen Chromatinkörner selten vor, dafür aber bis 8 große, teilweise mit Fortsätzen versehene Nukleolen, die zerspalten, wonach die Teilungskörner an die Kernoberfläche wandern, dabei aufgelöst und nach außen abgegeben werden. Diese in den mittleren Partien der Pflanzen so lebhaft vor sich gehende Produktion und Abgabe von Nukleolensubstanz kommt in den unteren Kernen zum Stillstande. Ein einziger kleiner Nukleolus ist ihnen eigen.

Bei Verdunkelung hört die Bildung und Abgabe von Nukleolarsubstanz auf und die im Kern vorhandene wird in einem oder einigen wenigen, dafür aber sehr dichten und scharf begrenzten runden Nukleolen zusammengeballt. Die Basiszellen der Kurztriebe, selten auch die Nachbarzellen, produzieren im Plasma eigentümliche, stark färbbare Körnchen von wechselnder Größe und Form, die in chemischer Beziehung von eiweißartiger Natur sind. Sie stammen nicht aus dem Kerne. Bei ihrem Wachstum scheinen auch Kohlehydrate Verwendung zu finden. Bei der Bildung neuer Kurztriebe aus der Basalzelle finden sie als Baumaterial Verwendung.

Antithamnion plumula zeigt bezüglich der Kernform die denkbar größte Mannigfaltigkeit (runde, ovale, gelappte, bandförmige usw. Formen). Die Größe der Kerne findet in der bedeutenderen Zellgröße ihre Erklärung.

Allen Kernen fehlt die Membran, mit Ausnahme der untersten, die einer Fragmentation entgegengehen. Ein wohlentwickeltes Kernreticulum ist nur in den ausgewachsenen Kernen zu sehen.

Chromatinkörner sind in den jüngeren Kernen öfters vorhanden. Schon in den jungen Kernen beginnt eine auffällig lebhafte Produktion von Nukleolen, die durch das Kernwachstum keine Einbuße erleidet. Die Nukleolenvermehrung bis 35 und mehr Nukleolen geht hauptsächlich in den mittleren Partien der Kerne vor sich. Hier liegen die größten und am stärksten färbbaren. Sie teilen sich be-

ständig und die abgespaltenen Teilchen werden gegen die Kernwand abgeschoben und in gelöster Form an die Zelle abgegeben. Die untersten Zellen führen einen oder zwei Kerne mit ruhenden Nukleolen (Reservesubstanz-Nukleolen).

Bei Verdunkelung werden die Nukleolen wie bei *A. cruc.* in einige wenige große runde zusammengeballt: die Kerne gelangen in eine Art Ruhezustand. Bei Belichtung nehmen die Kerne ihr normales Aussehen an und die Produktion und Abgabe von Nukleolarsubstanz beginnt schon am zweiten Tage.

Nach Einwirkung von konz. Natriumkarbonat, 0,3 % HCl, 10 % Steinsalzlösung, sowie Pepsin-Salzsäure (E. Zacharias) zeigten die Kerne im wesentlichen das für die Kerne höherer Pflanzen bekannte Verhalten.

Die Größe der Kerne, ihre große Oberfläche, die durch Fortsätze, Lappen und Höhlungen erreicht wird, sowie die gewaltige Produktion von Nukleolarsubstanz — Eigenschaften von Drüsenkernen — weisen auf ihre große physiologische Tätigkeit in der Zelle hin. Sie nehmen mit ihren Fortsätzen Substanzen aus der Zelle auf und geben sie wenigstens teilweise in einer uns sichtbaren Form (Nukleolen) als lebende Substanz an das Zellplasma ab.

Während der Hochzeit der Pflanzen sind die Kerne am größten und zeigen die größte Oberfläche, besonders fertile Pflanzen, und die meisten Nukleolen. Zu Beginn und gegen das Ende einer solchen Periode zeigen sich die für die Pflanzen ungünstigen äußeren Faktoren auch in den Kernen, die dann kleiner sind oder wenigstens nicht so reich Nukleolen produzieren. Das gilt auch für *Ant. cruc. f. ten.*

Figuren-Erklärung.

Alle Zeichnungen sind mit dem großen Zeißschen Zeichenapparat n. Abbe hergestellt.

Tafel I.

Fig. 1—13. Kerntypen von *Ant. cruciatum v. tenuissima.*

Fig. 1. Scheitelzelle mit Kern eines Hauptstämmchens von *Antithamnion cruciatum v. tenuissima.* Kernsubstanz weniger dicht als das Plasma. Nukleolen groß und dicht. Vergr. 1400.

Fig. 2. Kern derselben Pflanze ohne Membran, mit dichtem Nukleolus, ohne Reticulum. Vergr. 1000.

Fig. 3. Weiter unten folgender Kern derselben Pflanze mit Reticulum und Membran. Nukleolus aufgelockert und mit Vakuole. Vergr. 1000.

Fig. 4, 5, 6. Aufeinander folgende Kerne aus stark in die Länge wachsenden Zellen. Auflockerung des Nukleolus. Vergr. 1000.

Fig. 7. Ausgewachsener Kern aus der mittleren Partie eines Stämmchens derselben Pflanze. Der Nukleolus beginnt sich zu teilen. Vergr. 1000.

Fig. 8—10. Kerne derselben Pflanze aus denselben Partien, aber etwas mehr nach abwärts gebogen. Reichliche Produktion von Nukleolarsubstanz. Vergr. 1000.

Fig. 11. Kern derselben Pflanze aus einer tief unten am Stämmchen gelegenen Zelle. Die Produktion von Nukleolarsubstanz zum Stillstand gekommen. Vergr. 1000.

Fig. 12. Kern einer noch tiefer gelegenen Zelle. Kern hat stark an Volum verloren, desgl. auch der Nukleolus. Der Kern ist in das Ruhestadium getreten. Vgr. 1000.

Fig. 13. Basiszelle eines Kurztriebes von *Ant. cruc. v. ten.* mit großem Kern in den eiweißartigen Körnern. Vergr. 1000.

Fig. 14—31. Kerntypen einer Pflanze
von *Antithamnion plumula* von der Spitze bis in die unterste Region.

Fig. 14. Kern ohne Membran, ohne Reticulum und mit unscharf begrenztem Nukleolus. Kern mit Fortsätzen versehen. Vergr. 1000.

Fig. 15, 16. Zwei Kerne mit denselben Eigenschaften und Chromatinkörnchen. Der Kern beginnt sein Reticulum zu bilden.

Fig. 17. Kern stark herangewachsen, mit großem Nukleolus und Chromatinkörnchen. Ebenso wie die folgenden Kerne ohne Membran. Vergr. 1000.

Fig. 18. Kern mit deutlichem Reticulum, großem Nukleolus und zwei kleinen, eben entstehenden Nukleolen. Vergr. 1000.

Fig. 19. Kern mit drei großen Nukleolen, die unregelmäßig begrenzt und mit Fortsätzen versehen sind. Die kleinen Körnchen sind Chromatinkörner. Vergr. 1000.

Fig. 20, 21. Runde Kerne mit vor sich gehender Zerspaltung der Nukleolen. Vergr. 1000.

Fig. 22. Kern im Stadium lebhafter Nukleolarproduktion und Fortsätze bildend. Vergr. 1000.

Fig. 23. Eigentümlich gestalteter Kern mit deutlichen kinoplasmatischen Fortsätzen und lebhafter Nukleolarproduktion. Vergr. 1000.

Fig. 24, 25. Kern auf dem Höhepunkte der Tätigkeit, mit langen Lappen versehen und vollgestopft mit Nukleolen. Vergr. 1000. Der Pfeil deutet hier wie in den folgenden Kernen die Längsrichtung der Zellen an.

Tafel II.

Fig. 26, 27. Kerne aus den unterhalb der Mitte der Pflanze gelegenen Zellen. Sie strecken sich in die Länge und verschmälern sich (Fig. 27) an einer Stelle. Nukleolenproduktion noch reichlich, desgleichen die Abgabe nach außen an die Zelle. Vergr. 1000.

Fig. 28. Kern noch mehr gestreckt. Vergr. 1000.

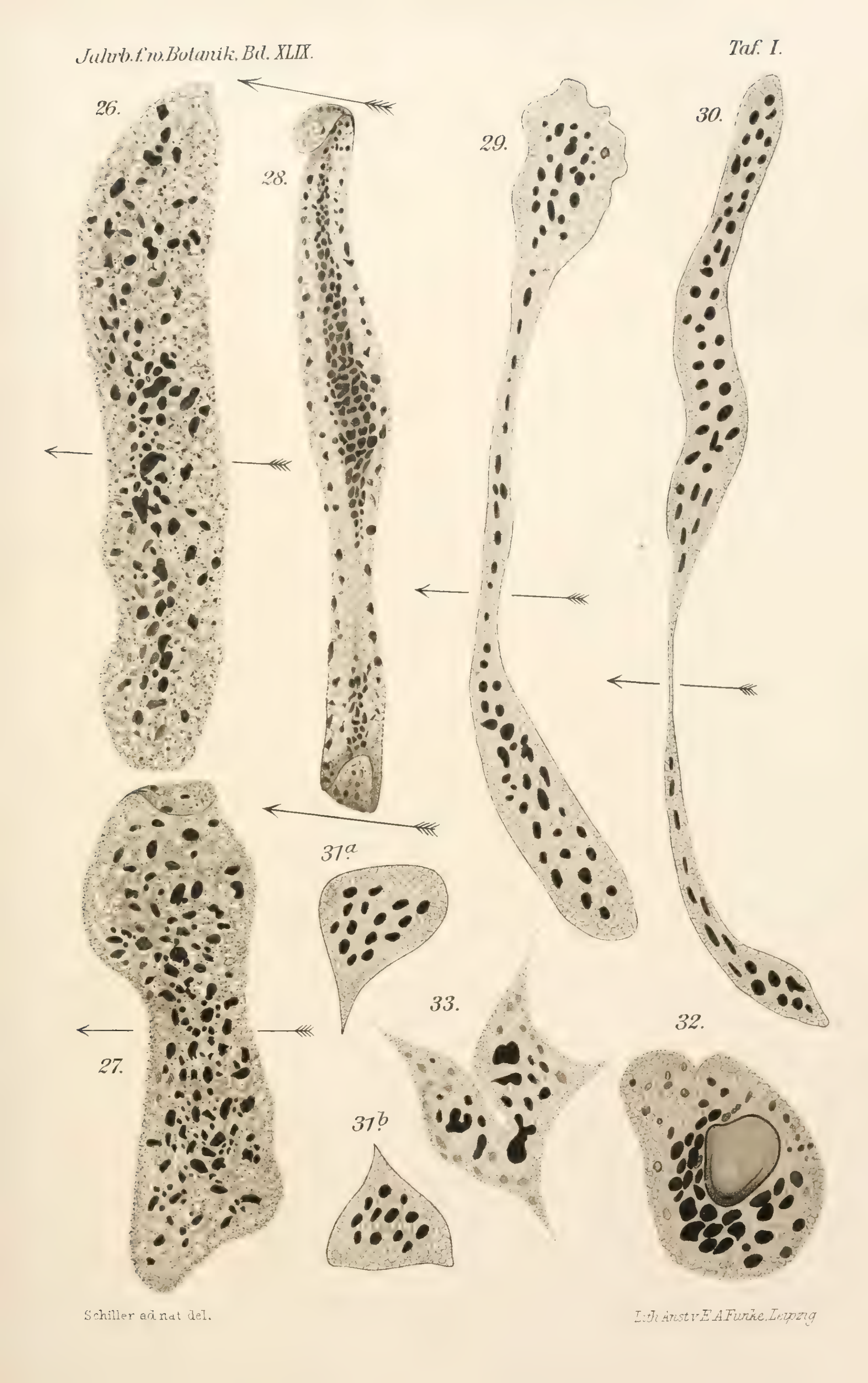
Fig. 29, 30. Zwei lang ausgezogene Kerne unmittelbar vor der Fragmentation. Vergr. 700.

Fig. 31. Ein solcher langer Kern nach der Fragmentation. Die beiden Hälften runden sich langsam ab und verlieren an Volum. Vergr. 1000.

Fig. 32. Kern einer anderen Pflanze mit Lappen und Poren zur Zeit des üppigsten Gedeihens. Vergr. 1000.

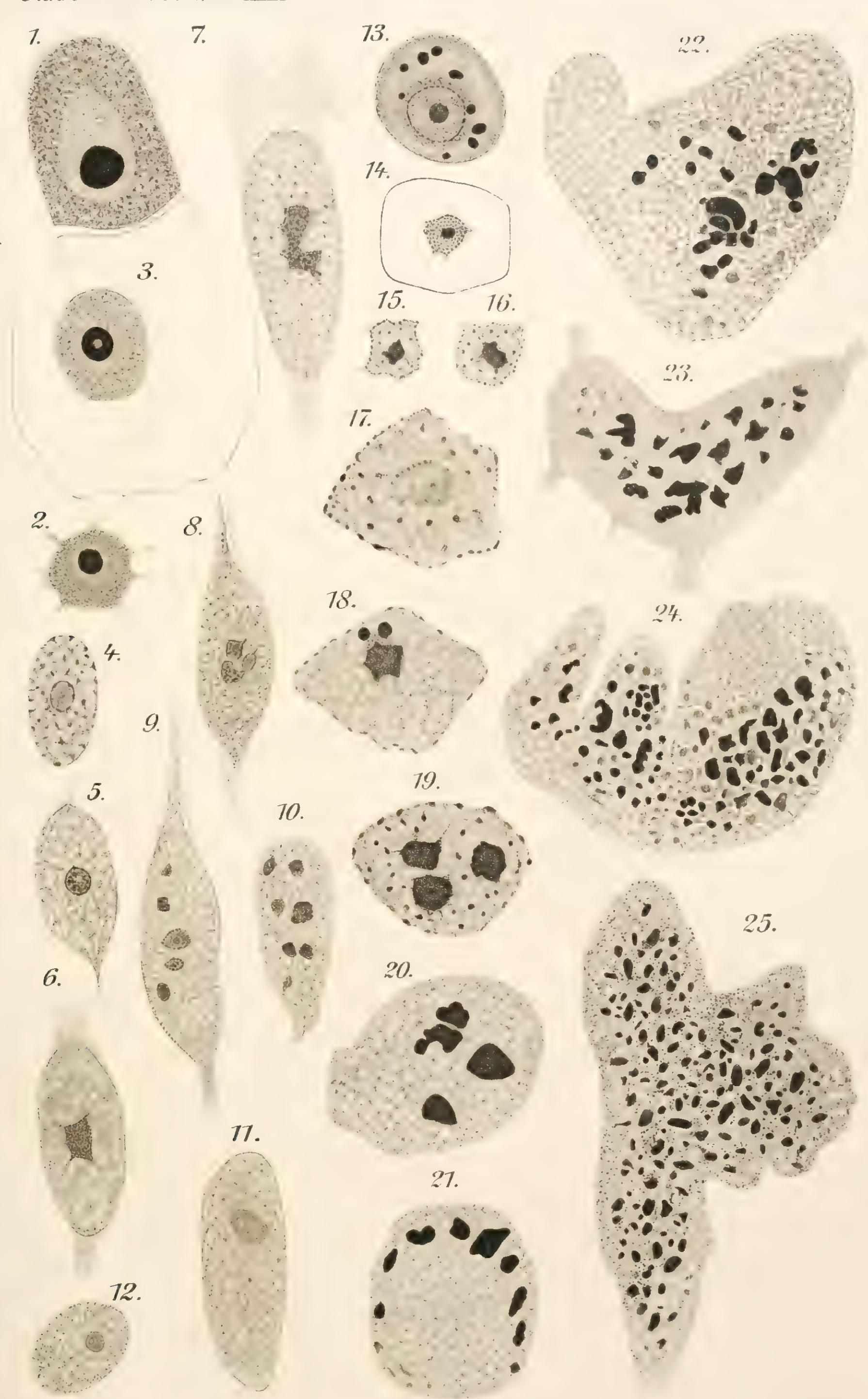
Fig. 33. Kern einer lebhaft wachsenden und fruktifizierenden Pflanze mit lang ausgezogenen Fortsätzen und tiefen Spalten. Vergr. 1000.

Aus der k. k. zoologischen Station in Triest.



Schiller ad nat del.

Lith Anst v E. A. Funke, Leipzig



Schiller ad nat del.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

Über den Chemotropismus der Pflanzenwurzeln.

Von

Theodor Porodko.

Mit 4 Textfiguren.

Einleitung.

Im Juli 1907 habe ich auf den Vorschlag meines verehrten Lehrers Geheimrat Prof. W. Pfeffer in Leipzig die Frage über den Chemotropismus bei den Pflanzen in Angriff genommen.

Vom Anfang an wurde beschlossen, die ganze Frage einer monographischen Bearbeitung zu unterziehen. Mehrere Gründe veranlaßten hierzu.

Vor allem reicht das faktische Material, über das wir zurzeit verfügen, bei weitem nicht aus. Außerdem findet man da eine Fülle von Widersprüchen und Ungenauigkeiten.

Sodann ist sogar die Existenz der chemotropen Reizbarkeit kaum über jeden Zweifel erhaben. Man erinnere sich nur, daß die ausgezeichneten Untersuchungen Miyoshis[1]) über den Chemotropismus der Pilzhyphen neuerdings durch Fulton[2]) nicht bestätigt werden konnten. Der Grund eines solchen Mißlingens ist meines Erachtens klar und, was ich besonders betonen möchte, symptomatisch. Bisher kennen wir ja sehr wenig die Bedingungen, unter denen sich die chemotrope Sensibilität nachweisen und beobachten ließe. Bei dieser Sachlage wäre es nicht zu verwundern, wenn eine Nachprüfung selbst der eigenen Versuche auf Schwierigkeiten gestoßen wäre.

1) Miyoshi, Botanische Zeitung 1894, S. 1.

2) Fulton, The Botanical Gazette 1906, Vol. 41, p. 81—108.

Endlich ist die Methode der Erforschung des Chemotropismus unzureichend. Man fußt hier fast immer auf dem qualitativen Boden. Solange die Untersuchung eine vorläufige bleibt, ist dies unvermeidlich, ja zweckmäßig. Für die genaue Forschung hingegen bedarf man einer quantitativen Methode. Dieselbe fehlt uns jedoch bisher. Und eine Reihe von Fragen steht somit als unlösbar da, so z. B. die Frage über die Reizschwelle, das Unterscheidungsvermögen, die Präsentations- und Reaktionszeit, über die Abhängigkeit von verschiedenen Bedingungen des Diffusionsstromes, über die Qualifizierung des Reizes sowohl der Größe wie der Natur nach usw.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß unsere Kenntnisse der chemotropen Reizbarkeit wohl ungenügend sind. Unter diesen Umständen schien es angebracht, speziell eine monographische Bearbeitung der ganzen Frage vorzunehmen.

Die Aufgabe war aber zu umfangreich. Sie mußte notwendigerweise eingeschränkt werden. Die Frage über den Chemotropismus bei den Pflanzen zerfällt naturgemäß in 2 Teile: einen Chemotropismus der Pilzhyphen und Pollenschläuche und einen solchen der Wurzeln. Ich habe mich auf den letzten Teil beschränkt.

Die vorliegende[1]) Arbeit stellt den ersten Teil der beabsichtigten Monographie über den Chemotropismus der Pflanzenwurzeln dar.

Literaturübersicht.

Bisher liegen nur vier Abhandlungen vor, welche sich speziell mit dem Chemotropismus der Pflanzenwurzeln beschäftigen. Die erste derselben wurde im Jahre 1904 von Fr. Newcombe und Anna Rhodes[2]) veröffentlicht. Im folgenden Jahre erschienen zwei Abhandlungen: die eine von Sammet[3]), die andere von Lilienfeld[4]). Endlich wurde im Jahre 1908 eine vorläufige Mitteilung Cholodnyis[5]) publiziert.

1) Eine vorläufige Mitteilung ist in den Berichten der Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 28, S. 50—57 abgedruckt. Inzwischen ist eine ausführliche Publikation in russischer Sprache (Mémoires d. la Société de naturalistes de la Nouvelle-Russie [Odessa], t. 35, p. 109—343) erschienen.

2) Fr. C. Newcombe und Anna L. Rhodes, The Botanical Gazette, Vol. 37, p. 23—35.

3) R. Sammet, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, S. 611—649.

4) M. Lilienfeld, a) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, S. 91—96; b) Beih. z. Botan. Centralbl., Bd. 19 (I. Abt.), S. 131—212.

5) N. Cholodnyi, Verhandl. d. naturforsch. Ges. in Kiew, Bd. 20, S. 244—249.

Untersuchungen von Newcombe und Rhodes.

Für jeden Versuch wurden zwei Blöcke aus 5—6-proz. Gelatine bereitet, und zwar in Form rechtwinkliger Prismen. Der zu prüfende Stoff befand sich nur in dem einen Block von je einem Paar gelöst. Beide Blöcke wurden so nahe aneinander geschoben, daß dazwischen eine Reihe der lotrecht angeordneten Wurzeln festgehalten wurden. Man setzte dann den Versuch 24 Stunden hindurch fort, und zwar bis 20—23° C in einem dunklen und feuchten Raume. Dann schob man die Blöcke auseinander und stellte die Wachstumsrichtung der Wurzeln fest.

Nach dieser Methode untersuchten Newcombe und Rhodes die Wurzeln von *Lupinus albus* und *Cucurbita Pepo*. Bestimmte Resultate wurden nur mit der ersten Pflanze erzielt. Sie stellen sich folgendermaßen dar.

Verschiedene Konzentrationen von Na_2HPO_4 riefen nur positive Krümmungen hervor. NH_4NO_3, $Ca(NO_3)_2$, KNO_3 und $MgSO_4$ veranlaßten dagegen negative Krümmungen.

Um die relative Reizwirkung verschiedener Stoffe festzustellen, setzten Newcombe und Rhodes die Wurzeln zwischen Blöcken ein, welche die zu vergleichenden Stoffe in isotonischen Lösungen enthielten. Es ergab sich dabei, daß $Ca(NO_3)_2$ stärker als $MgSO_4$, $MgSO_4$ aber stärker als KNO_3 reizt.

Schließlich gehen Newcombe und Rhodes auf die Deutung der positiven durch Na_2HPO_4 verursachten Krümmungen ein.

Zunächst wird die folgende Annahme diskutiert. Das Wachstum auf der Vorderflanke der Wurzel dürfte unter dem Einfluß von Na_2HPO_4 stärker gehemmt werden als auf der Hinterflanke. Dann würde sich die Wurzel rein passiv in positiver Richtung krümmen. Derartige Krümmung wäre denjenigen an die Seite zu stellen, welche infolge einseitiger Beschädigung der Wachstumsregion eintreten und bekanntlich als traumatisch [1] bezeichnet werden. Newcombe und Rhodes glauben nun, daß die von ihnen beobachteten positiven Krümmungen tatsächlich nicht traumatisch sind. Dafür spricht nach ihrer Meinung Folgendes. Dem Einfluß von Na_2HPO_4 wird nicht nur die Wachstumsregion der Wurzeln, sondern auch deren Spitze ausgesetzt. Die supponierte Schädigung müßte sich somit auch auf die letztere erstrecken und dann nur eine negative traumatrope Krümmung verursachen.

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. 2, S. 591.

Denn direkte Versuche lehren, daß der Traumatropismus wohl imstande ist, die Tendenz der Wachstumsregion zur positiven Krümmung zu überwinden. So traten z. B., wenn in einem Gelatineblock 0,01-proz. essigsaures Kupfer gelöst war, nur negative Krümmungen ein, obgleich diese giftige Verbindung auch die Wachstumsregion wohl beschädigen und mithin zur positiven Krümmung veranlassen müßte.

Ferner wird eine andere Annahme ins Auge gefaßt, und zwar, daß die in Rede stehenden Krümmungen osmotrop seien. Die Konzentration an der Vorderflanke der Wurzel ist relativ höher als die an der opponierten Flanke. Dementsprechend dürfte der Turgor an beiden Flanken nicht in gleichem Maße sinken, wodurch begreiflicherweise eine positive Krümmung hervorgerufen werden könnte. Gegen diese Annahme sprechen aber folgende Versuche. Die Wurzeln krümmen sich gegen 0,28-proz. Lösung von Na_2HPO_4, wachsen aber gerade weiter, sobald diese Lösung durch eine isotonische (3,5 %) von Rohrzucker ersetzt ist. Damit nicht genug. Befinden sich die Wurzeln zwischen Blöcken, von denen der eine 0,28 % Na_2HPO_4, der andere dagegen 3,5 % Rohrzucker enthält, so krümmen sie sich gegen den ersten Block.

Auf Grund der mitgeteilten Versuche glauben Newcombe und Rhodes erwiesen zu haben, daß positive durch Na_2HPO_4 hervorgerufene Krümmungen rein chemotrop sind.

Was nun die negativen Krümmungen anbelangt, so wird über deren Natur nicht diskutiert. Zwar neigen die Verfasser zu der Annahme, daß hier der Chemotropismus vorliegt, geben aber zu, daß auch der Traumatropismus hier mitbeteiligt sein dürfte. —

Gelegentlich der Untersuchungen von Newcombe und Rhodes möchte ich nur auf zweierlei hinweisen.

1. Die Wurzeln befanden sich zwischen 2 Blöcken, von denen nur der eine das zu prüfende Salz enthielt. Die Verfasser glauben nun, das Salz habe nur auf diejenige Wurzelflanke eingewirkt, die dem betr. Block unmittelbar angelegt war. Das ist aber sicher nicht der Fall. Die Blöcke sind ja dicht aneinander gedrückt. Notwendigerweise muß auch eine Diffusion von dem einen Block zum andern hin stattfinden. Sobald die Wurzeln sich aber als im Diffusionsstrom erweisen, wirkt das betr. Salz auch auf deren Hinterflanke ein.

2. Die Ausführungen der Verfasser, daß die durch Na_2HPO_4 verursachten positiven Krümmungen nicht traumatisch sein könnten,

sind nicht beweiskräftig. Eine entscheidende Bedeutung wird dem Versuch mit Kupferazetat beigemessen. Indessen wurde dieses Salz nur in einer einzigen Konzentration geprüft. Es ist nun möglich, daß die geprüfte Konzentration eben ausreichte, um nur die Wurzelspitze zu schädigen, mithin also eine negative traumatrope Krümmung hervorzurufen, daß sie dagegen zu schwach war, um die eine Seite der Wachstumszone zu schädigen und dadurch eine positive traumatische Krümmung zu erzeugen. Höhere Konzentrationen von Kupferazetat dürften demnach ebensolche positive Krümmungen hervorrufen wie Na_2HPO_4. Solange diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, läßt sich über die Natur der positiven durch Na_2HPO_4 verursachten Krümmungen nichts Sicheres sagen.

Untersuchungen von Sammet.

Für je einen Versuch benutzte Sammet einen großen Glaszylinder, der mit Leitungswasser[1]) gefüllt und mit einer Zinkblechscheibe bedeckt war. In der Mitte der Scheibe befand sich eine größere kreisrunde Öffnung; um dieselbe herum, und zwar in Abständen von 1, 3 und 6 cm, zahlreiche kleine Löcher. In die letzteren wurden die Wurzeln eingesetzt und mit Watte darin so befestigt, daß sie lotrecht in das Wasser tauchten. In die zentrale Öffnung wurde eine Tonzelle derart hineingepaßt, daß sie fast bis zu den Rändern in dem Wasser hing. In der Tonzelle befand sich die diffundierende Flüssigkeit. Folglich befanden sich die Wurzeln nach einiger Zeit in einem Diffusionsstrome. Die so zusammengestellten Gefäße ließ Sammet im Dunkeln bei 17—19° C. 12—24 Stunden lang stehen. Dann stellte er die Wachstumsrichtung der Wurzeln fest.

Auf die obige Weise wurden die Wurzeln folgender 14 Pflanzenarten untersucht: *Lupinus albus*, *Vicia Faba major* und *minor*, *Vicia sativa*, *Phaseolus multiflorus*, *Soja hispida*, *Pisum sativum*, *Cucurbita Pepo*, *Citrullus colocynthis*, *Tropaeolum majus*, *Fagopyrum esculentum*, *Brassica nigra*, *Sinapis alba*, *Helianthus annuus*, *Zea Mays*. Besonders gut fielen die Resultate mit *Lupinus albus*, *Vicia sativa* und *Sinapis alba* aus. Mit diesen Pflanzen wurde auch meistens experimentiert. Es wurde das Verhalten der Wurzeln in einem Diffusionsstrom von NaCl, KNO_3, Essigsäure, Glyzerin, Rohrzucker, Athylalkohol, Äthyläther, Kampfer und Gips untersucht.

---

1) Um dasselbe zu entgiften, wurde ein Säckchen Erde darin aufgehängt.

Abgesehen von den zwei letzten Stoffen[1]) prüfte Sammet alle übrigen in verschiedenen Konzentrationen.

Auf Grund seiner Versuche kam Sammet zu folgenden Schlüssen.

Die Wurzeln der sämtlichen oben erwähnten Pflanzen führen im Diffusionsstrom aller der angewandten Stoffe Krümmungen aus. Bei schwächeren Konzentrationen beobachtet man positive Krümmungen, bei stärkeren negative. Die Ablenkungswinkel der gekrümmten Wurzeln schwanken zwischen 0 und 90 Grad. Die fraglichen Krümmungen werden eben durch ungleichmäßige Stoffverteilung im Wasser hervorgerufen. Denn sowohl im Wasser als auch in homogenen Salzlösungen wachsen die Wurzeln gerade weiter. Positive Krümmungen sind als chemotrop anzusehen, weil sie nicht durch äquimolekulare Konzentrationen verschiedener Stoffe erzeugt werden. Negative Krümmungen dürften gleichfalls chemotrop sein, übrigens wäre dabei auch die Beteiligung des Osmotropismus keineswegs in Abrede zu stellen.

Um die Verteilung der chemotropen Sensibilität an der Wurzel zu verfolgen, stellte Sammet 2 Versuche mit den um 1—4 mm dekapitierten Wurzeln an. Im ersten Versuch diffundierte eine 10-proz. Lösung von NaCl, im zweiten eine 25-proz. Lösung von Rohrzucker. Es ergab sich, daß bei einer Dekapitation, die 3 mm nicht übertraf, die Wurzeln normale chemotrope Krümmungen ausführten. Erst bei Wegnahme des 4. mm stellten die Wurzeln ihr Wachstum ein und blieben gerade. —

Zunächst sei auf die Fehler der Sammetschen Methode hingewiesen.

1. Die Hydrodiffusion kann nur dann regelmäßig verlaufen, wenn der Versuch in einem zitterfreien und konstant temperierten Raum angestellt ist. Denn sowohl das Zittern des Diffusionsgefäßes als die Temperaturschwankungen versetzen die Flüssigkeit in Massenbewegung und vermischen so rein mechanisch die verschieden konzentrierten Schichten. In diesem Falle darf man natürlich nicht das Konzentrationsgefälle als die Ursache der Wurzelkrümmungen auffassen.

Beide angeführte Bedingungen wurden nun von Sammet nicht erfüllt, was aus S. 614 und 623 seiner Abhandlung hervorgeht.

---

1) Kampfer wurde in einer gesättigten Lösung angewandt, Gips — in Platten, die direkt in das Wasser gehängt waren.

2. Als Diffusionsmedium benutzte Sammet Leitungswasser, das sich mit einem Säckchen Erde in Berührung befand. Dieses Verfahren sollte nur das Wasser für die Wurzeln unschädlich machen, in Wirklichkeit aber verwickelte es meines Erachtens die Versuchsbedingungen in sehr hohem Grade.

Erstens befand sich die Tonzelle im Wasser, das vom Anfang an eine gewisse Menge von gelösten Stoffen enthielt. Zusammensetzung und Konzentration derselben waren unbekannt und kaum in sämtlichen Versuchen konstant. Dementsprechend dürfte sowohl die Diffusionsgeschwindigkeit der untersuchten Stoffe als der Abstumpfungsgrad von chemotroper Sensibilität der Wurzeln schwankend sein.

Zweitens fuhren die löslichen Stoffe der in dem Säckchen befindlichen Erde fort, auch während des Versuches zu diffundieren. Keinesfalls darf man daher behaupten, daß die Wurzeln nur unter dem Einfluß des einen Diffusionsstromes gestanden haben. Es gab faktisch zwei Diffusionsströme: aus der Tonzelle und aus dem Säckchen. Wie sie sich kombinierten, läßt sich nicht sagen. Es bleibt somit unbekannt, in welcher Richtung der supponierte chemotrope Reiz die Wurzeln affizierte.

Drittens wurde gleichzeitig mit der Erde eine gewisse Menge von Bodenbakterien dem Wasser zugeführt. Dieselben dürften sich im Laufe von 12—24 Stunden, insbesondere in den Versuchen mit organischen Stoffen, ganz erheblich vermehren. Setzen wir selbst voraus, daß die Wurzeln durch Bakterien unbeschädigt blieben, so müssen wir immerhin zugeben, daß eine kräftige Vermehrung der letzteren den regelmäßigen Verlauf der Diffusion beeinträchtigen dürfte. Denn stärkere Konzentrationen dürften durch die Tätigkeit der Bakterien herabgesetzt, schwächere dagegen sogar vernichtet werden. Doch ist es möglich, daß die Gegenwart der Bakterien gar nicht so unschädlich für Wurzeln ist. Dann dürften die auftretendeu Krümmungen mit aller Vorsicht zu deuten sein. Die Bakterien könnten ja die Resistenz der Wurzeln gegen schädliche Einflüsse abschwächen. Da aber die Vorderflanke der Wurzel sich mit stärkeren Konzentrationen berührte, könnte gerade sie leichter beschädigt werden und schließlich eine positive traumatische Krümmung ausführen.

3. Der zu diffundierende Stoff befand sich in einer Tonzelle, die im oberen Teil des Zylinders hing. Unter solchen Bedingungen müßte sich aber der Stoff im Wasser schräg abwärts ausbreiten.

Dies müßte z. T. unter dem Einfluß eines größeren spezifischen Gewichts des Stoffes erfolgen, z. T. aber deshalb, weil von der unteren Grenzfläche der Diffusionszone, die theoretisch horizontal sein sollte, sich tatsächlich sekundäre Diffusionsströme in noch reines Wasser abwärts abzweigen[1]). Es bleibt deswegen auch aus diesem Grunde unbekannt, nach welcher Richtung der zu prüfende Stoff tatsächlich diffundierte, also unter welchem Winkel der Strom zur Wurzelachse einwirkte.

4. Abgesehen von den Untersuchungen mit Kampfer und Gips, müßte sich die Konzentration des Stoffes in der Tonzelle mit der Zeit erniedrigen. Andererseits konnte sich die ins Wasser getretene Substanz nur solange ausbreiten, bis sie an die Wände des Glaszylinders gelangte. Von diesem Augenblick an fand hier eine allmähliche Konzentrationssteigerung statt. Begreiflicherweise führen beide Momente das Sinken des Konzentrationsgefälles herbei. Wie lange sich dasselbe überhaupt bewährt, ist unbekannt.

5. Die Methode Sammets gestattet gar nicht die reale Größe der auf die Wurzel einwirkenden Konzentration zu berechnen. Dies ist die Folge des Umstandes, daß Tonzellen angewandt wurden. Denn die Wände derselben verlangsamen das Austreten des Stoffes in einem Grade, der nicht nur für verschiedene Stoffe, sondern auch für verschiedene Konzentrationen ein und desselben Stoffes ungleich sein dürfte. Zwar glaubt Sammet experimentell bestimmt zu haben, daß die realen Konzentrationen des Stoffes in verschiedenen Entfernungen von der Tonzelle im allgemeinen sehr niedrig gewesen seien. Doch wurden die betr. Bestimmungen nur für eine 2-proz. Lösung von NaCl ausgeführt. Indessen befanden sich beim Prüfen des Verhaltens der Wurzeln gegen NaCl in der Tonzelle 25-, 20-, 10- und 5-proz. Lösungen dieses Salzes. Wir wissen also nicht, wie stark nun das Austreten gerade dieser Konzentrationen durch die Tonzellenwände gehemmt wurde.

6. Es ist schwierig, die Lösung im Innern der undurchsichtigen Tonzelle auf gleiches Niveau mit der außenliegenden Flüssigkeit zu stellen. Ob und in welchem Grade dieser Schwierigkeit vorgebeugt worden ist, wissen wir nicht. Sollte aber die äußere und innere Flüssigkeit wirklich ein verschiedenes Niveau haben, so hätte durch die Tonzellenwände eine Filtration unter dem Druck

---

1) Faktisch gestalten sich hier die Verhältnisse noch komplizierter, weil das über die Diffusion aus der Tonzelle Gesagte sich auch auf das Säckchen Erde bezieht.

stattfinden müssen. Die Flüssigkeiten würden dann in Bewegung geraten, wodurch die Bedingungen für rheotrope Krümmungen geschaffen sein dürften.

Soviel über die Sammetsche Methode. Gehen wir nunmehr auf seine Schlüsse ein.

Sammet ist der Meinung, daß die von ihm beobachteten Wurzelkrümmungen chemotrop seien. Gegen etwaige Mitbeteiligung des Osmotropismus werden zweierlei Gründe[1]) angeführt. Zuerst rufen schon sehr niedrige Konzentrationen Krümmungen hervor. Sodann: während die Kampferlösung Krümmungen erzeugt, fehlen diese in den Versuchen mit äquimolekularen Lösungen von NaCl und Zucker.

Gegen die Argumentation Sammets ist folgendes einzuwenden. Wie sub 5) gezeigt, ist die Annahme, daß die Wurzeln im allgemeinen unter dem Einfluß niedriger Konzentrationen ständen, nicht bewiesen. Noch weniger darf man von der Äquimolekularität der auf die Wurzeln einwirkenden Konzentrationen reden. Freilich wurden in die Tonzelle äquimolekulare Lösungen eingetan, diese dürften aber beim Passieren der Tonzellenwand in verschiedenem Maße an Konzentration verlieren. Es ist also klar, daß eine eventuelle Mitbeteiligung des Osmotropismus am Zustandekommen der fraglichen Krümmungen keinesfalls ausgeschlossen ist. Wäre dem aber auch so, die chemotrope Natur der Krümmungen wäre noch lange nicht bewiesen. Denn es sind bei der Deutung dieser Krümmungen mehrere Möglichkeiten denkbar. So beobachtete Sammet Krümmungen im Diffusionsstrom aller daraufhin geprüften Stoffe. Da jeder Stoff eine osmotische Wirkung besitzt, liegt es klar auf der Hand, daß es sich hier gerade um den Osmotropismus handeln könnte. Da wir ferner nichts darüber wissen, wie vollkommen eine gegenseitige Filtration der in Zylinder und Tonzelle befindlichen Flüssigkeiten eliminiert wurde, so kann die rheotrope Natur der Krümmungen nicht ohne weiteres in Abrede gestellt werden. Schließlich ist auch die folgende Annahme möglich. In der Tonzelle befanden sich hochkonzentrierte Lösungen. Wie stark sie durch die Tonwand herabgesetzt wurden, ist unbekannt. Desgleichen wissen wir wenig über die Wachstumsgeschwindigkeit und den Turgeszenzgrad der Wurzeln. In Anbetracht all dessen dürften positive Krümmungen als traumatisch, negative

---

1) A. a. O., S. 622.

als traumatrop gedeutet werden. Derartige Deutung gewinnt speziell für positive Krümmungen um so mehr an Wahrscheinlichkeit, daß Sammet sie auch an geköpften Wurzeln beobachtete. Indessen lehren Versuche Cholodnyis[1]) und Polowzows[2]), daß echte chemotrope Krümmungen in Abwesenheit der Wurzelspitze nicht eintreten.

Ziehen wir nun aus dem Gesagten das Fazit, so kommen wir zu folgendem definitiven Schlusse. Möglicherweise sind die von Sammet beschriebenen Krümmungen chemotrop, sicher aber ist das nicht. Denn die Mitbeteiligung des Osmo-, Rheo- und Traumatropismus (resp. der Schädigung der Wachstumszone) ist nicht ausgeschlossen.

Untersuchungen von Lilienfeld.

Bei der Ausführung seiner Versuche benutzte Lilienfeld meistens 2 Methoden. Die erste ist der Methode von Newcombe und Rhodes ähnlich. Die zweite wurde von Lilienfeld selbständig ausgearbeitet und stellt sich folgendermaßen dar. Runde Glasschalen wurden mit einer 3-proz. Gelatine ausgegossen. In der Mitte der Gallerte stach man eine zylindrische Höhlung aus, die bis zum Boden der Schale reichte und 20 ccm der zu prüfenden Lösung enthielt. Um die Höhlung herum in Abständen, die zwischen 5 und 50 mm schwankten, wurden 10—12 Wurzeln lotrecht eingesteckt. Die so zubereiteten Schalen wurden in einer dunklen Dampfkammer gehalten. Nach 24 Stunden stellte man die Wachstumsrichtung der Wurzeln fest.

Lilienfeld experimentierte mit den Wurzeln folgender Pflanzen: *Lupinus albus*, *Vicia Faba*, *Vicia villosa*, *Ervum Lens*, *Pisum sativum*, *Cicer arietinum*, *Phaseolus vulgaris*, *Lepidium sativum*, *Raphanus sativus*, *Raphanus olaiferus*, *Brassica napus*, *Cucurbita Pepo*, *Helianthus annuus*, *Zea Mays*. Eine ganz überwiegende Mehrzahl der Versuche wurde mit *Lupinus albus* angestellt.

Hier seien Resultate angeführt, die mit *Lupinus albus* nach der zweiten[3]) Methode erzielt wurden. Der Übersichtlichkeit halber erlaube ich mir, alle dabei untersuchten Stoffe in 5 Gruppen ein-

---

1) A. a. O.

2) W. Polowzow, Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen, 1909, S. 72, 111, 112, 122, 124.

3) Den nach der ersten Methode erhaltenen Resultaten schreibt Lilienfeld wenig Bedeutung zu, insofern diese Methode für die Wurzeln nachteilig ist.

zuteilen. Zur ersten Gruppe gehören diejenigen Stoffe, die keine Reaktion hervorgerufen haben, und zwar $K_4Fe(CN)_6$, $MgCO_3$, $CaCO_3$, zitronensaures Kalium, Eisenoxydulphosphat, Glukose, Saccharose und Laktose. Die Stoffe der zweiten Gruppe riefen in allen geprüften Konzentrationen nur positive Krümmungen hervor. Es gehören hierher: $(NH_4)_2SO_4$, K_2SO_4, Ammoniumferrosulfat, Karbonate von Li, NH_4, K und Na; Phosphate von NH_4, Na, K, Mg, Ca und Eisenoxyd; $K_3Fe(CN)_6$, $KMnO_4$; Ammoniumvanadat, weinsaures, zitronensaures und harnsaures Ammonium; weinsaures Natronkali; weinsaures, essigsaures und apfelsaures Kalium, Knochenmehl, Malz- und Fleischextrakt, Pflaumendekokt. Die Stoffe der dritten Gruppe riefen in allen geprüften Konzentrationen nur negative Krümmungen hervor. Hierher gehören: Chloride von NH_4, Na, K, Li, Ca, Mg, Ba, Fe, Al, Co, Ni, Mn, Cu, Zn und Hg; Nitrate all dieser Metalle mit der Ausnahme von K; Sulfate von Na, Mg, Al, Cu, Zn; NaOH, KOH, $Ca(OH)_2$; HCl, HNO_3, H_2SO_4 [1]), H_3PO_4 [1]), Ameisen-, Essig-, Wein, Zitronen- und Apfelsäure; $K_2Cr_2O_7$, Kalialaun, KCNS, essigsaures Cu und Pb, Methylenblau, Eosin, Knopsche Nährlösung. Die Stoffe der vierten Gruppe rufen bei einigen Konzentrationen positive Krümmungen hervor, bei anderen — negative. Hierher gehören: MgJ_2, weinsaures Natrium, KNO_3 und harnsaures Kalium. Schließlich faßt die fünfte Gruppe Stoffe zusammen, die unbestimmte Resultate zutage brachten. Hierher gehören einerseits Stoffe, unter deren Einfluß sich nicht mehr als eine Hälfte der zum Versuch genommenen Wurzeln krümmte, und zwar KJ, KBr, essigsaures und oxalsaures Ammonium, Harnstoff, Asparagin, Karmin, Fuchsin und Cyanin. Auf der anderen Seite gehören hierher Stoffe, die nur in letalen Konzentrationen geprüft wurden, und zwar KCN, ameisensaures K und NH_4, essigsaures Na und Ca, buttersaures Kalium.

Beiläufig wird auf die Frage nach der Verteilung der chemotropen Sensibilität an der Wurzel eingegangen. Zu diesem Zwecke dekapitierte Lilienfeld Wurzeln um 1—2 mm und setzte sie dem Diffusionsstrome von je $(NH_4)_2HPO_4$, KH_2PO_4, weinsaurem K oder NaCl aus. In den ersten 3 Fällen traten immer positive Krümmungen ein, im letzten dagegen negative.

1) Bei 0,0001 % beider Säuren krümmte sich nur die eine Hälfte der zum Versuch genommenen Wurzeln positiv, die andere Hälfte dagegen blieb indifferent. Dieses Resultat ist natürlich als unbestimmt zu betrachten.

Was nun die Wurzeln der anderen oben erwähnten Pflanzen anbelangt, so ergab sich folgendes. *Ervum Lens* reagierte überhaupt nicht. *Vicia villosa, Zea Mays* und 4 Kruziferen, nach der ersten Methode allein untersucht, krümmten sich nur positiv. Alle übrigen 6 Arten verhielten sich im großen und ganzen dem *Lupinus albus* analog.

Auf Grund seiner Versuche kommt Lilienfeld zu folgenden Schlüssen.

Die Methode der Gelatineblöcke ist für die Untersuchung des Chemotropismus der Wurzeln überhaupt ungeeignet. Die nach der zweiten Methode beobachteten Krümmungen sind chemotrop. Die Richtung derselben hängt z. T. von der Natur des diffundierenden Stoffes ab, z. T. aber von dessen Konzentration. Namentlich geht eine positive Krümmung in eine negative über, wenn die Konzentration eine gewisse Grenze überschreitet. —

Zunächst sei auf die Methode Lilienfelds eingegangen.

Im Vergleich zur Methode Sammets hat die von Lilienfeld[1]) den Vorteil, daß hier dank der gallertartigen Konsistenz der Gelatine die Möglichkeit einer Vermischung verschieden konzentrierter Schichten wegfällt. Bei dieser Methode können weder das Zittern des Gefäßes noch die Temperaturschwankungen den regelmäßigen Gang der Diffusion beeinträchtigen. Dieser Vorteil der Methode ist leider der einzige. Im übrigen läßt sich eine ganze Reihe von Nachteilen nachweisen.

1. Als Diffusionsmedium eignet sich die Gelatine[2]) überhaupt wenig. Denn sie stellt nicht nur ein gutes Substrat für Bakterien dar, sondern wird auch von diesen verflüssigt. Da beim Einsetzen der Wurzeln Bakterien mit eingeführt werden, so findet vermutlich eine besonders kräftige Bakterienvermehrung und Gelatineverflüssigung in der unmittelbaren Nachbarschaft der Wurzeln statt. Abgesehen davon, daß eine derartige Nachbarschaft der Bakterien das Wachstum der Wurzeln beeinträchtigen könnte, verliert der Diffusionsverlauf seine Regelmäßigkeit. Einerseits wird dann die Konzentration des diffundierenden Stoffes durch Bakterien herabgesetzt. Diese Herabsetzung dürfte um so ansehnlicher ausfallen, da sich in der Höhlung nur 20 ccm Lösung befand. Andererseits ist die Diffusion durch

1) Dasselbe bezieht sich begreiflicherweise auch auf die Methode von Newcombe und Rhodes.

2) Es ist zu bedauern, daß Lilienfeld nicht einmal angibt, welches Präparat von Gelatine er benutzte und ob er dasselbe irgendwie reinigte.

Schichten der verflüssigten Gelatine schon mit den Nachteilen der Hydrodiffusion verbunden[1]).

2. Lilienfeld teilt nichts davon mit, ob er die Geschwindigkeit bestimmte, mit welcher Lösungen verschiedener Stoffe und Konzentrationen in der Gelatine diffundierten. Dieser Umstand ist aber von ganz wesentlicher Bedeutung. Lilienfeld ordnete die Wurzeln um die Höhlung herum in Abständen von 5—50 mm an. Setzen wir nun voraus, daß der zu prüfende Stoff während der ganzen Versuchsdauer nur etwa 30 mm zurücklegte. Offenbar würden sich dann alle die Wurzeln außerhalb der Diffusionszone befinden, welche um mehr als 30 mm von dem Höhlungsrand entfernt sind. Bleiben sie dann gerade, so beweist es noch lange nicht, daß sie sich dem Strom gegenüber indifferent verhalten. Krümmen sie sich, so darf man diese Krümmungen doch in keine Beziehung mit dem Strom bringen.

Diese Unterlassung Lilienfelds erschwert in sehr hohem Grade eine richtige Beurteilung der Resultate vieler seiner Versuche.

3. Die Methode Lilienfelds ist für die quantitative Untersuchung des Chemotropismus der Wurzeln ungeeignet. Denn sie kann nichts über diejenigen realen Konzentrationen des diffundierenden Stoffes aussagen, welche chemotrope Krümmungen hervorrufen.

4. Es ist zu bedauern, daß von den zahlreichen (110) Stoffen nur wenige in mehreren Konzentrationen geprüft worden sind. Meistens liegen Angaben nur über 2—3 Konzentrationen vor, die zudem ganz zufällig gewählt wurden. So wird z. B. von NH_4NO_3 nur so viel mitgeteilt, daß bei der Diffusion der 1-proz. Lösung sich 18 Wurzeln negativ krümmen, während 10 indifferent bleiben. Wie die Wurzeln sich aber den höheren wie auch den niedrigeren Konzentrationen gegenüber verhalten, bleibt unbekannt. Unter diesen Umständen ist natürlich das Verhalten der Wurzeln dem Diffusionsstrom von NH_4NO_3 gegenüber keinesfalls als klargelegt anzusehen.

---

1) Das Ersetzen der Gelatine durch Sand, Sägespäne und anderweitige lockere Medien verschlimmert eher die Sache. Denn solche Medien sind zunächst undurchsichtig. Sodann findet hier eine Diffusion nur durch die mit Wasser gefüllten Zwischenräume des Substrats statt. Jedoch wissen wir schon, wie schwer die Bedingungen für regelmäßige Hydrodiffusion zu beschaffen sind. Endlich ist nicht zu vergessen, daß die fraglichen Medien unregelmäßig feucht sind und Luftblasen enthalten, so daß die Wurzeln hier auch den hydro- und aërotropen Reizen ausgesetzt sein dürften.

Vergegenwärtigen wir uns nun alle Defekte der Lilienfeldschen Methodik, so werden wir auch den erzielten Resultaten einen gewissen Skeptizismus entgegenbringen müssen. Dieselben erweisen sich als sehr unbestimmt. Dies hängt z. T. zwar von der Methode ab, hauptsächlich aber davon, daß die Versuche wenig kontrolliert wurden, wodurch auch die Resultate oftmals vieldeutig werden.

Alle von Lilienfeld nach der zweiten Methode untersuchten Stoffe wurden oben in 5 Gruppen geteilt.

Die Resultate, die mit den Stoffen der ersten und fünften Gruppe erzielt wurden, sind unbrauchbar, und zwar aus folgenden Gründen.

Den Stoffen der ersten Gruppe gegenüber verhielten sich die Wurzeln indifferent. Doch könnte ein derartiger Indifferentismus nur ein scheinbarer sein. Möglicherweise reagierten die Wurzeln entweder deshalb nicht, weil sie nicht mehr wuchsen, oder deshalb, weil die zu prüfende Substanz noch nicht bis zu ihnen gelangt war. Beide aufgestellten Möglichkeiten lassen sich allerdings nicht bestreiten, da Angaben sowohl über Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln wie über Diffusionsgeschwindigkeit fehlen. Wir wissen also nicht, ob den Stoffen der ersten Gruppe irgend welche Reizwirkung zukommt.

Die Stoffe der fünften Gruppe ergaben unbestimmte Resultate. Der eine Teil dieser Stoffe wurde nur in letalen Konzentrationen geprüft. Es fehlen Angaben über das Verhalten der Wurzeln bei mäßigeren Konzentrationen. Der andere Teil der fraglichen Stoffe ließ nur die Hälfte der genommenen Wurzeln reagieren. Solange die betr. Versuche nicht wiederholt wurden, dürften solche Resultate als zufällig betrachtet werden. Wir wissen also auch hier nicht, ob und welche Reizwirkung den Stoffen der fünften Gruppe zukommt.

Es bleiben also nur 3 Gruppen übrig. Sie enthalten Stoffe, die positive oder negative Krümmungen hervorgerufen haben. Die betr. Resultate dürften nach meiner Meinung nur zur vorläufigen Orientierung in der Frage dienen. Als solche gestatten sie anzunehmen, daß die *Lupinus*-Wurzeln[1]) befähigt sind, sich im Diffusionsstrom vieler Stoffe positiv oder negativ zu krümmen. Weiter nichts. Es liegt kein Grund vor, zu behaupten, daß diese Stoffe

1) Die mit anderen Pflanzenarten erhaltenen Resultate sind einer Nachprüfung bedürftig. Denn nur wenige Stoffe wurden untersucht, wobei sich z. T. widersprechende Resultate ergaben.

nur positive Krümmungen, jene nur negative hervorrufen. Denn es wurden zu wenige Konzentrationen je eines Stoffes geprüft. Es bleibt ja immer möglich, daß eine ausgedehntere Untersuchung wesentlich andere Resultate liefern könnte. Ebenso darf man nicht behaupten, daß die Krümmungen von *Lupinus*-Wurzeln chemotrop seien. Denn, wie später auseinandergesetzt ist, stellt der Diffusionsstrom einen zusammengesetzten Reiz dar. Durch die Versuche Lilienfelds ist aber keinenfalls erwiesen, daß die von ihm beobachteten Krümmungen eben Reaktionen auf den chemischen Reiz seien.

Untersuchungen von Cholodnyi.

Cholodnyi beschäftigte sich nur mit der Frage nach der Verteilung der chemotropen Sensibilität an der Wurzel. Er bediente sich der folgenden Methode. Die Wurzeln befanden sich in einem feuchten, auf dem Klinostaten rotierenden Rezipienten. Auf jede Wurzel, und zwar einseitig, wurde ein winziges Stückchen Pergamentpapier gelegt. Dasselbe wurde vorher mit destilliertem Wasser angefeuchtet, in dem $MgCO_3$ oder $Ca_3(PO_4)_2$ suspendiert wurde. Die Teilchen der genannten Stoffe lösten sich allmählich in den sauren Ausscheidungen der Wurzel auf und reizten die letztere einseitig und streng lokal. In der einen Versuchsreihe legte Cholodnyi Papierstücke auf die Spitze der Wurzel, in der anderen — auf deren wachsende etwa 2—3 mm von der Spitze entfernte Zone. Im ersteren Falle traten nun fast ausschließlich negative Krümmungen ein, im letzteren vornehmlich positive. Die Tendenz zur negativen Krümmung erwies sich stärker als die zur positiven, was aus denjenigen Versuchen folgt, wo die Wurzel an beiden erwähnten Punkten gleichzeitig gereizt wurde. Die Krümmung trat erst nach ca. 7 Stunden ein. Durch spezielle Versuche ist es erwiesen, daß der Kontakt mit den reinen Papierstückchen an sich noch keine Wurzelkrümmungen hervorruft.

Aus seinen Versuchen zieht Cholodnyi den Schluß, daß der chemotrope Reiz vorwiegend durch die Wurzelspitze perzipiert ist. Die Wachstumszone besitzt aber entweder eine chemotrope Sensibilität ganz anderer Art oder ist überhaupt chemotrop unempfindlich und krümmt sich nur deshalb positiv, weil die betr. Salze die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzel an der Berührungsstelle etwas herabsetzen.

Eigene Untersuchungen.

Aufgabe derselben.

Eine kritische Besprechung der Abhandlungen von Newcombe und Rhodes, Sammet und Lilienfeld ergab, daß die von diesen Forschern benutzten Methoden mangelhaft und die von ihnen gezogenen Schlüsse wenig begründet sind. Faktisch steht nur die Tatsache fest, daß die Wurzeln mehrerer Pflanzen, dem Diffusionsstrom verschiedener Stoffe ausgesetzt, sich positiv oder negativ krümmen. Eine tiefere Einsicht in diese Tatsache ist aber des weiteren nicht gewonnen worden. Denn wir sind ja über zwei fundamentale Fragen wenig unterrichtet. Welcher Natur sind die im Diffusionsstrom eintretenden Krümmungen? Ist das Verhalten der Wurzeln im Diffusionsstrom erschöpfend untersucht worden? Man darf ja nicht behaupten, daß die fraglichen Krümmungen chemotrop seien, weil eine eventuelle Beteiligung der sonstigen im Diffusionsstrom tätigen Reizfaktoren nicht ausgeschlossen war. Ebensowenig steht fest, daß wir durch vorliegende Untersuchungen das ganze Verhalten der Wurzeln im Diffusionsstrom kennen gelernt haben. Denn bisher sind nur wenige Konzentrationen je eines Stoffes geprüft worden. Eine erneute Untersuchung dürfte immer auf unerwartete Besonderheiten im Verhalten der Wurzeln stoßen. So wissen wir z. B. aus Lilienfelds Angaben, daß im Diffusionsstrom einer 1-, 0,1- und 0,01-proz. Lösung von $MgCl_2$ immer negative Krümmungen eintreten. Dies schließt aber gar nicht aus, daß außerhalb dieser Grenzen anders gerichtete Krümmungen stattfinden können. Natürlich würde sich dann das ganze Bild des Verhaltens der Wurzeln $MgCl_2$ gegenüber uns wesentlich anders vorstellen.

Bei der geschilderten Sachlage schien es mir wichtig, in erster Linie gerade auf diese beiden Fragen einzugehen. Es war aber von vornherein klar, daß diese Fragen nur unter Zuhilfenahme einer quantitativen Methode sich beantworten ließen. Einerseits ist es nötig, erst die reale Größe der auf die Wurzeln einwirkenden Konzentrationen zu kennen, um die Reizeffekte verschiedener Stoffe untereinander vergleichen zu können, maßgebende Momente vermutlich dadurch hervortreten zu lassen und so dem Verständnis der Natur von Krümmungen näher zu treten. Andererseits darf man unter Benutzung einer nur quantitativen Methode sicher sein,

daß die Wurzeln der Einwirkung verschiedener Konzentrationen wirklich ausgesetzt wurden, so daß etwaige Besonderheiten in deren Verhalten der Beobachtung nicht entgehen konnten.

Aus dem Gesagten ergeben sich unmittelbar drei spezielle Aufgaben meiner Arbeit. Erstens war eine quantitative Methode der Untersuchung des Chemotropismus der Wurzeln auszuarbeiten. Zweitens hatte ich unter Zuhilfenahme dieser Methode das Verhalten der Wurzeln im Diffusionsstrom verschiedener Stoffe möglichst vollständig zu untersuchen. Drittens mußte ich, nachdem ein ausreichendes Tatsachenmaterial herbeigeschafft war, zur Aufklärung der Natur der im Diffussionsstrome beobachteten Krümmungen schreiten.

Was mir zur Lösung jeder dieser Aufgaben beizutragen gelang, darüber soll jetzt berichtet werden.

Methodisches.

Oben wurde schon hervorgehoben, unter welchen Bedingungen der Diffusionsprozeß regelmäßig verläuft. Rekapitulieren wir nochmals dieselben. 1. Wenn die Diffusion in Wasser vonstatten geht, ist der Versuch in einem konstant temperierten und zitterfreien Raum anzustellen. 2. Die Ausgangskonzentration des zu diffundierenden Stoffes muß während der ganzen Versuchsdauer konstant sein. 3. Diejenige Stoffmenge, die bis zu den Gefäßwänden gelangt ist, muß sogleich entfernt werden.

Bei der Ausarbeitung meiner eigenen Methode hatte ich vor allem diese Bedingungen zu erfüllen. Der Erfüllung der ersten Bedingung stehen ansehnliche Schwierigkeiten im Wege; ich habe es daher vorgezogen, als Diffusionsmedium Gallerte zu benutzen. Die zweite Bedingung wurde dadurch erfüllt, daß ich für den ununterbrochenen Zufluß der zu diffundierenden Lösung sorgte. Die dritte Bedingung kann man auf zweierlei Weise erfüllen, je nachdem man mit dem stationären oder unstationären Diffusionsstrom arbeiten will. Im ersten Falle ist es wichtig, den durch die diffundierende Substanz zurückzulegenden Weg möglichst zu verkürzen, dafür aber zu sorgen, daß die hindurchdiffundierte Stoffmenge sich fortwährend durch einen Wasserstrom entferne. Im letzten Fall dagegen ist von Wichtigkeit, den Querschnitt des Diffusionsgefäßes in dem Maße zu vergrößern, daß die diffundierende Substanz nicht vor

Beendigung des Versuches bis zu den Glaswänden gelangen und sich dort anhäufen könnte.

Die letztere Versuchsanstellung wäre für meinen Zweck ungeeignet. Ich war bestrebt, die auf Wurzeln einwirkenden Konzentrationen kennen zu lernen. Da aber die Wurzeln nicht momentan, sondern erst nach einiger Zeit reagieren, hatte ich dafür zu sorgen, daß die jeweiligen, auf Wurzeln einwirkenden Konzentrationen sich nicht mit der Zeit ändern. Diese Bedingung ist nur im stationären Diffusionsstrome erfüllt. Denn im Falle eines unstationären Diffusionsstromes steigen die Konzentrationen allmählich, und zwar um so mehr, je länger die Diffusion dauert. Deswegen könnte ich hier höchstens die Grenzen ermitteln, zwischen denen die auf Wurzeln einwirkenden Konzentrationen schwanken. Ich hatte also die Wurzeln der Wirkung eines stationären Diffusionsstromes auszusetzen.

Agar-agar als Medium für Diffusionsversuche.

Als Medium, in dem die Diffusion vonstatten ging und dann die Wurzeln sich befanden, benutzte ich den Agar-agar. Diese Gallerte eignet sich vollkommen für exakte Diffusionsversuche. So löste z. B. Voigtländer[1]) die schwierige Frage nach den Diffusionskonstanten vieler Stoffe, indem er dieselben in eine erstarrte Agarlösung diffundieren ließ. Freilich ist auch die Gelatine zu gleichem Zweck von vielen Forschern herangezogen worden. Doch wäre sie für uns ungeeignet, insofern sie durch Bakterien verflüssigt wird. Dieser Nachteil läßt sich im Falle der physiko-chemischen Versuche leicht beseitigen, indem man entweder Versuche bei niedriger Temperatur anstellt oder kleine Dosen antiseptischer Stoffe der Gelatine zusetzt. Aus naheliegenden Gründen ist weder der eine noch der andere Kunstgriff in physiologischen Versuchen zulässig. Indessen verflüssigen banale Bakterien[2]) den Agar-agar nicht. Seine Konsistenz bewahrt sich also unverändert während der ganzen Versuchsdauer. Außerdem ist der Agar im Vergleich zu Gelatine durch Beimischungen weniger verunreinigt[3]).

---

1) F. Voigtländer, Zeitschr. f. physikal. Chemie, S. 316—335. Ferner s. bei Ostwald, Lehrb. d. allgem. Chemie, II. Aufl., Bd. 1, S. 674—705.

2) In der Mehrzahl meiner Versuche kam es zu keiner deutlichen Bakterienvermehrung. Es traten im oberen Teil des Blockes vereinzelte Kolonien auf. Nur bei den Versuchen mit Dextrose und Glyzerin vermehrten sich Bakterien kräftig und durch den ganzen Block hin.

3) Auf diesen Vorteil des Agars macht neuerdings auch Lidforss (Zeitschr. f. Botan., Bd. 1, S. 448) aufmerksam.

Aus den angeführten Gründen habe ich also Agar-agar gewählt. Ehe aber Versuche damit vorgenommen werden konnten, waren erst einige Schwierigkeiten und Zweifel zu beseitigen.

Zunächst filtriert die Lösung von Agar-agar langsam. Da ich für jede Versuchsserie etwa 10—15 Liter Agarlösung brauchte, so war es aus praktischen Gründen wichtig, für das Filtrieren von Agar eine Methode ausfindig zu machen, welche das Verfahren erheblich beschleunigen und zugleich ein Filtrat von hinreichender Durchsichtigkeit liefern würde. Eine derartige Methode ist von mir ausgearbeitet worden[1]). In meiner eben zitierten Notiz ist nachgewiesen, daß man eine Agarlösung ohne Bedenken benutzen kann, die unter gewissen Vorsichtsmaßregeln durch Glaswolle abfiltriert ist.

Der zweite Nachteil des Agar besteht darin, daß eine erstarrte Lösung desselben nicht an den Glaswänden haftet. Dies kommt bekanntlich daher, daß auf den freien Flächen der Agargallerte sich das Kondensationswasser ausscheidet. Diejenigen Physikochemiker, die mit Agar experimentierten, ließen wie üblich den Diffusionsstrom sich von unten nach oben ausbreiten. Hier war also die Gefahr vorhanden, daß beim Umkehren des Gefäßes die Agargallerte herausfallen werde. Dieser Schwierigkeit wurde dadurch begegnet, daß die Glaswände vorher mit Chromgelatine[2]) überzogen wurden. Die Agargallerte haftete dann an den Wänden fest und erfuhr beim Umkehren des Gefäßes keine Verschiebung. Von diesem Kunstgriff konnte ich leider keinen Gebrauch machen, weil aus der Chromgelatine sich ein Diffusionsstrom bilden würde. Dies würde nicht nur dem Hauptstrom die Regelmäßigkeit rauben, sondern infolge stark oxydierender Eigenschaften des Kaliumbichromats auch eine Wachstumshemmung der Wurzeln oder sogar deren Schädigung hervorrufen. Es fragt sich aber, ob und inwieweit das Nichtanhaften von Agar an den Glaswänden bei meiner Versuchsanstellung nachteilig sein könnte. In meinen Versuchen ging die Diffusion nicht von unten nach oben, sondern in horizontaler Richtung. Hier stellten sich also die Verhältnisse günstiger dar, als in den Versuchen der oben genannten Physikochemiker. Dort stand die Agargallerte unter dem Einfluß zweier Kräfte: des Gewichtes der Agarmasse und der Kohäsion zwischen Agar, Kon-

1) Th. Porodko, Centralbl. f. Bakteriol. (II. Abt.), Bd. 21, S. 424—427.

2) Voigtländer, a. a. O., S. 318; H. Bechhold und J. Ziegler, Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 56, S. 105—121.

densationswasser und Glaswänden. Die erstere Kraft war bestrebt, die Gallerte aus dem Gefäß herauszuschieben, die letztere wirkte ihr entgegen. Da aber die erstere Kraft sich als stärker erwies, mußte man Chromgelatine zu Hilfe nehmen. Bei meiner Versuchsanordnung bewahrt das Diffusionsgefäß seine normale Stellung. Deswegen konnte hier auch die erwähnte Verminderung der Kohäsionskraft nicht stattfinden. In der Tat überzeugte ich mich davon durch direkte Versuche. Dieselben werden jedoch erst später und in einem anderen Zusammenhange angeführt werden.

Zuletzt blieb noch zu prüfen übrig, ob und inwieweit die Agargallerte als Substrat für wachsende Wurzeln geeignet wäre. In dieser Hinsicht schien die Sache von vornherein recht ungünstig zu liegen. Einerseits sollte die relativ feste Konsistenz von Agar das Wachstum recht mechanisch hemmen. Andererseits ist die erstarrte Agarlösung ein Medium, das nur schwache Aëration zuläßt. Es lag daher die Gefahr nahe, daß die Wurzeln darin zu langsam wachsen würden. Schließlich ist bekannt, daß die geotropische Gleichgewichtslage der Wurzeln oft im Wasser oder in feuchter Luft anormal wird. Fände eine solche Umstimmung auch im Agar statt, so ließe sich etwas Sicheres über die Natur derjenigen Krümmungen, welche im Diffusionsstrome eintreten, nicht gut sagen. Alle die vorausgesetzten Nachteile von Agar erwiesen sich aber bei experimenteller Prüfung als unzutreffend. Einige Vorversuche ergaben, daß sich eine $1^1/_8$-proz. Agarlösung für meine Zwecke besonders eignete. Konzentriertere Lösungen hemmten die Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln erheblich. Die Blöcke aber, die aus verdünnteren Lösungen bereitet wurden, waren schwer gegen etwaige Deformationen zu schützen. Benutzt man nun die Agargallerte von der erwähnten Konzentration, so läßt die Wachstumsgeschwindigkeit der darin befindlichen Wurzeln nur wenig zu wünschen übrig. Während nun der durchschnittliche Zuwachs der in Wasser befindlichen Wurzeln 100 % in 24 Stunden ausmacht, pflegt er in Agar 85 % zu erreichen. Dafür zeichnet sich der Agar durch einen wichtigen Vorteil anderweitig aus. Nach einem 24-stündigen Aufenthalte im Wasser erweisen sich fast alle Wurzeln nach verschiedenen Richtungen hin gekrümmt. Im Agar dagegen bleibt durchschnittlich 75 % der Gesamtzahl der Wurzeln völlig gerade.

Das eben Gesagte bezieht sich auf den käuflichen faserigen Agar. Es fragt sich aber, ob es nicht zweckmäßiger wäre, solches

Präparat einer vorherigen Reinigung zu unterwerfen. Voraussichtlich dürfte sich dadurch sowohl die Wachstumsgeschwindigkeit als der Prozentsatz der gerade wachsenden Wurzeln steigern lassen. Der direkte Versuch aber hat diese Vermutungen nicht bestätigt. Die Wurzeln wuchsen fast eben so schnell und gerade im ungereinigten als in dem nach Macé[1]) gereinigten Agar. Ich benutzte daher des weiteren das käufliche Agarpräparat.

Die Gefäße für Diffusionsversuche.

Als Diffusionsgefäße benutzte ich rechtwinklige Wannen von zweierlei Dimensionen. Kleinere Wannen waren 10 cm[2]) lang, 4 cm breit und 7 cm tief. Der Inhalt derselben betrug ca. 300 ccm. Größere Wannen waren 11 cm lang, 8 cm breit und 9 cm tief. Der Inhalt derselben betrug ca. 800 ccm.

In jede der schmalen Wände der Wannen war eine Öffnung gebohrt. Dieselbe maß bei kleineren Wannen 5 mm im Durchmesser und war vom oberen Rand der Wanne um 5 mm entfernt. Bei größeren Wannen waren die betr. Dimensionen 9 und 9 mm.

An je eine der breiten Wannenwände wurden gläserne Balken befestigt. Dieselben wurden folgendermaßen eingerichtet. Ein Stück des Glasstabes wurde derart gebogen, daß beide Schenkel parallel waren und etwa um die Dicke der Wannenwand voneinander abstanden. Den gebogenen Glasstab setzte ich auf die breite Wand der Wanne derart auf, daß er sich lotrecht in der Mitte der Wand befand. Der innere Schenkel des Stabes reichte beinahe bis zum Boden der Wanne, der äußere wurde von außen an die Wand befestigt. Die Glasstäbe waren bei den kleineren Wannen 4 mm dick, bei den größeren — 6 mm. Die beschriebenen Balken hatten den Zweck, bei etwaigen Neigungen der Wanne eine Verschiebung des Agarblocks längs der Wände zu verhindern. Wenn die Dicke eines Agarblocks 20 mm übertraf, reichten zwei Balken für je eine Wanne vollkommen aus. Dies war aber nicht der Fall in den Versuchen, wo dünnere Blöcke angewandt wurden. Hier setzte ich auf je eine der breiten Wände bereits zwei Balken auf, und zwar derart, daß sie voneinander um die Dicke des beabsichtigten Blockes (z. B. um 10 mm) entfernt waren. Wie aus

---

1) E. Macé, Traité practique de Bactériologie, Paris 1889, p. 150. Ich zitiere nach Klebahn, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, S. 488.

2) Ich gebe überall die inneren Dimensionen der Wannen an.

Fig. 1 ersichtlich, waren beide Balken der einen Wand mit denen der gegenüberliegenden symmetrisch geordnet. Sie alle befanden sich natürlich in lotrechter Lage. Außer der Zahl der Balken wurde noch deren Dicke vergrößert, und zwar betrug sie bei kleineren Wannen 6 mm, bei größeren — 10 mm. Bei der geschilderten Modifikation der Balkenvorrichtung erwies sich der Agarblock zwischen vier Balken gleichsam eingeklemmt und vermochte daher nicht, sich so leicht zu deformieren oder gar zu verschieben, wie es bei gewöhnlichen Balken sicher der Fall wäre.

Die Anstellung des Diffusionsversuches.

Zunächst soll darüber berichtet werden, wie ich verfuhr, um den Agarblock in die Mitte der Wanne hinein zu bekommen. Für je eine Wanne schnitt ich zwei Glasplatten. Sie waren fast um die Hälfte höher als die Wanne selbst und etwas schmäler als die durchbohrten Wände derselben. Beide Platten wurden an ein Korkstück derart geklebt, daß sie einander parallel waren. Das Ankleben geschah in den Teilen der Platten, welche dann über dem Niveau der Wannenränder hervorragten. Die Dicke des bindenden Korkstückes war der Dicke des beabsichtigten Blocks gleich. Die geschilderte Vorrichtung hatte also die Form einer Bank (Fig. 2). Wurde diese Bank auf den Boden der Wanne in der Mitte aufgestellt, so befanden sich beide Platten in lotrechter Lage. Bei Wannen mit gewöhnlichen Balken waren also die letzteren von beiden Platten in gleicher Entfernung. Bei Wannen mit einer verdoppelten Zahl von Balken befand sich jede Platte[1]) der Bank zwischen je zwei gegenüberliegenden symmetrisch geordneten Balken.

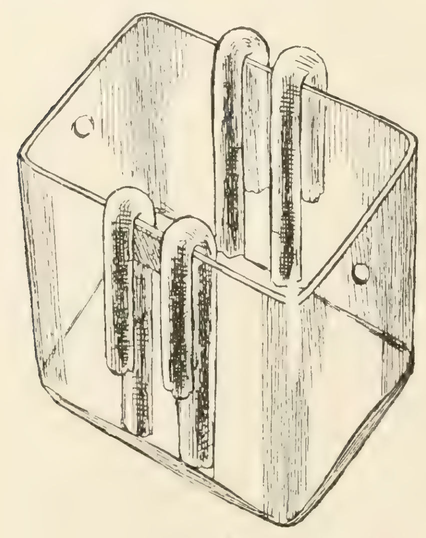


Fig. 1.

Nachdem die Bänke auf ihre Plätze gestellt waren, verschloß ich die Öffnungen in den schmalen Wänden mit Stöpseln und füllte

1) Sie waren entsprechend enger geschnitten.

die Wannen mit der warmen (40—45° C.) Agarlösung bis zum Rande voll. Dann wurden die Wannen in einen feuchten Raum gestellt und blieben dort etwa 20 Stunden lang.

Nunmehr ging ich an das Bereiten der Blöcke. Nachdem ich die Stöpsel aus den Bohrungen der Wanne genommen hatte, schnitt ich mittels eines Messers mit breiter Klinge den Agar aus denjenigen Teilen der Wanne, welche sich auf beiden Seiten der Bank befanden. Diese Operation gelingt leicht, wenn man die Wannen etwas neigt und die Agarmasse in kleinen (ca. zwei- bis dreimaligen)

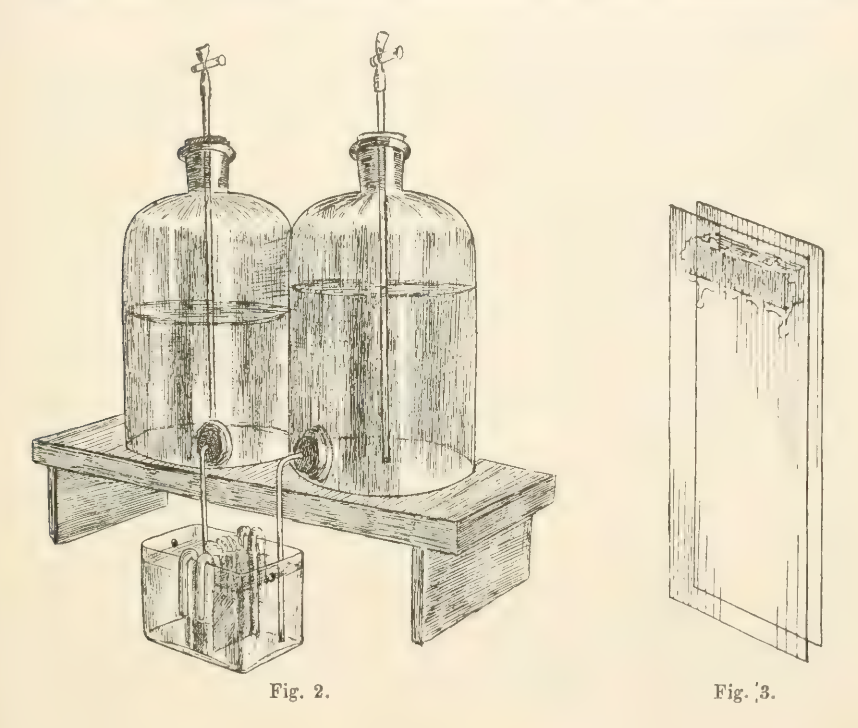


Fig. 2. Fig. 3.

Portionen entfernt. Nach erfolgter Operation stellt sich das Diffusionsgefäß folgendermaßen dar (Fig. 3): auf beiden Seiten der Bank befinden sich zwei Höhlungen, von Agar vollkommen gereinigt, zwischen den Platten der Bank — der Agarblock.

Jetzt wurde jede Wanne auf ihren Platz gestellt. In die eine der Höhlungen wurde die Ableitungsröhre der Mariotteschen Flasche eingeführt, welche die zu prüfende Lösung enthielt. In die andere Höhlung kam dagegen die Ableitungsröhre der zweiten mit Wasser gefüllten Mariotteschen Flasche. Dann setzte ich beide

Mariotteschen Flaschen in Gang, wobei dafür gesorgt wurde, daß die Füllung der Höhlungen gleichmäßig erfolgt. Sobald die Flüssigkeiten bis zum Niveau der Öffnungen an schmalen Wannenwänden emporgestiegen sind, wurde die Ausflußgeschwindigkeit vermindert. Dann hob ich die Bank auf und entfernte sie aus der Wanne. Da die obere Fläche des Blocks etwa um $\frac{1}{2}$—1 cm höher als die eben erwähnten Öffnungen stand, so war jegliche Kommunikation über den Block ausgeschlossen[1]).

Auf diese Weise begann die vorläufige Diffusion unmittelbar nach dem Entfernen der Bank aus der Wanne.

Die Mariotteschen Flaschen sind Flaschen, die unten mit Tuben versehen sind (s. Fig. 3). Der Inhalt derselben schwankte bei kleineren Wannen von 4—6 Liter; bei größeren betrug er 10 Liter.

Die obere Öffnung je einer Flasche wurde mit einem Gummistöpsel verschlossen. Durch die darin gebohrte Öffnung ging eine dünne gerade Glasröhre. Das untere Ende derselben reichte beinahe bis zum Boden der Flasche, das obere ragte über dem Stöpsel um einige Zentimeter empor und wurde mit einem Stück Gummirohr versehen. An dieses brachte ich einen Schraubenquetschhahn an, um die Breite des Lumens und somit die Ausflußgeschwindigkeit regulieren zu können. Die Tubusöffnung je einer Flasche wurde mit einem Gummistöpsel verschlossen, der mit einer außen senkrecht gebogenen Glasröhre versehen war. Der vertikale Teil dieser Röhre reichte fast bis zum Boden der Höhlung. Aus dem Gesagten geht klar hervor, daß in jeder Höhlung eine kontinuierliche Erneuerung der Flüssigkeit stattfinden mußte. Eine frische Flüssigkeit floß in den unteren Teil der Höhlung und drängte die ehemalige durch die Bohrung in der schmalen Wannenwand hinaus. Fließt nun die Flüssigkeit in einem genügend schnellen Tempo zu, so muß die ursprüngliche Konzentration in der Höhlung keinerlei Änderungen während der ganzen Versuchsdauer erfahren.

---

1) Was nun die Kommunikation zwischen beiden Höhlungen längs der Wannenwände anbelangt, so überzeugten mich direkte Versuche, daß sie niemals stattfindet. Tat ich in die Höhlung eine gefärbte Lösung, stets erfolgte die Diffusion lediglich durch die freie Seitenfläche des Agarblocks und zwar derselben vollkommen parallel. Der Agar adhäriert also dem Glase so stark, daß sein Block eine hermetische, das Innere der Wanne zu zwei Hälften trennende Lamelle vorstellt. Das Kommunizieren zwischen beiden Hälften (also Höhlungen) ist somit nur auf dem Wege der Diffusion durch den Agarblock möglich.

Bei den Versuchen mit den dünnen (6—10 mm) Blöcken dauerte die vorläufige Diffusion meist 24 Stunden, bei solchen dagegen mit den dickeren (20—40 mm) Blöcken 48 Stunden.

Nach Verlauf dieser Zeit ging ich an das Einführen der Wurzeln in den Agarblock.

Die Samen der benutzten Pflanzen stammten von der Firma Haage und Schmidt in Erfurt. Nach eintägigem Aufquellen legte ich die Samen in mäßig feuchte, locker gelagerte Sägespäne, und zwar so, daß die Wurzeln ohne irgendwelche Krümmungen trieben. Die Berührungsfläche der Kotyledonen von *Lupinus albus* war dabei lotrecht. Die Keimung der Samen erfolgte stets im demselben Zimmer, wo die Versuche selbst angestellt wurden. Sobald die Wurzeln eine Länge von 20—40 mm erreicht hatten, setzte ich sie in den Agarblock. Zu diesem Zweck konstruierte ich den folgenden Apparat (Fig. 4).

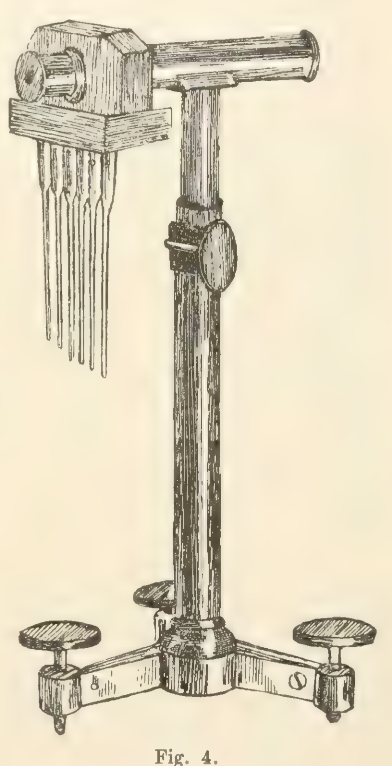


Fig. 4.

Der vertikale Teil desselben stellt ein Stativ dar, in dessen Stamm eine T-förmige Röhre mittels einer Kremaliere glatt ein- und ausgeschoben werden kann. Auf dem horizontalen Schenkel dieser T-förmigen Röhre ist ein Korkstück befestigt; in dieses sind einige Glasstäbchen gesteckt, deren freie Enden zuerst zu langen und dünnen Spitzen ausgezogen wurden. Die Glasstäbchen sind derart befestigt, daß alle Spitzen sich in einer Fläche und zwar untereinander parallel befinden. Das Stativ des Apparates ruht auf drei mit Schrauben versehenen Füßen. Auf diese Weise ist es leicht, die Glasspitzen vertikal einzustellen.

Mittels des beschriebenen Apparates ließ ich nun die Glasspitzen in die gewünschte Stelle des Agarblocks eindringen. Dabei sorgte ich dafür, daß die Spitzenfläche der Vorderfläche des Blockes

immer parallel war. An der Stelle, wo die Glasspitzen in den Block eingedrungen sind, bleiben nachher deutliche Spuren in Form winziger Grübchen.

Die Prozedur des Einsetzens der Wurzeln in den Agar selbst bestand in folgendem. Jede Wurzel, die von geeigneter Länge und völlig gerade war, tauchte ich in eine größere Schale mit Leitungswasser und spülte die Sägespäne mit einem Pinsel vorsichtig ab. Dabei achtete ich besonders darauf, daß der Pinsel die Wurzelspitze nicht berühre. Die gewaschene Wurzel wurde dann mit einem in Millimeter geteilten Lineal gemessen. Da Abspülen und Messen nur wenige Sekunden dauerten, war keine Induktion des Schwerereizes zu fürchten. Die gemessene Wurzel wurde für einen Augenblick in destilliertes Wasser getaucht und, sobald größere Tropfen desselben herabgeflossen, in das im Block schon vorhandene Kanälchen eingesetzt. Die Wurzel dringt ganz glatt hinein, und zwar auf dem von der Glasspitze gemachten Wege, ist also in lotrechter Lage. Das Einsetzen der Wurzeln geschah bis zum Hypokotyl derselben. Die Kotyledonen der *Lupinus*-Keimlinge hatten meistens eine solche Lage[1]), daß ihre Berührungsfläche den breiten Wannenwänden parallel war, wobei der Embryo gegen die steigenden Konzentrationen hin gerichtet war.

Nach dem Einsetzen der Wurzeln verdunkelte ich die Diffusionsgefäße. Von diesem Moment an begann der eigentliche Versuch. Derselbe dauerte in den meisten Fällen 24 Stunden.

Beim Konstatieren der Resultate je eines Versuchs verfuhr ich folgendermaßen. Gerade gebliebene Wurzeln wurden sofort herausgenommen und gemessen. Was nun gekrümmte Wurzeln anbelangt, so stellte ich, ohne sie aus dem Block herauszunehmen, erst fest, wie die Richtung der Krümmung gegen die des Diffusionsstromes orientiert war. Dann wurde jede gekrümmte Wurzel aus dem Block herausgenommen, ihr Ablenkungswinkel mittels Transporteurs bestimmt und ihre Länge nach dem Geradeniachen der Krümmung gemessen.

Für die Kontrolle sowohl der Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln als des Nutationsbestrebens derselben setzte ich einige Exemplare (6—10) in reinen Agar ein. Derselbe füllte das Gefäß entweder ganz oder hatte eine Form des Blocks, der dem des

1) Durch spezielle Versuche überzeugte ich mich, daß diese oder jene Lage von Lupinuskotyledonen weder die Größe noch die Richtung der im Diffusionsstrome eintretenden Krümmung irgendwie beeinflußt.

Versuches vollkommen analog, nur beiderseits von Wasser umspült war.

Die zu diffundierenden Stoffe stammten in überwiegender Mehrzahl von bekannten Firmen von Merck, Kahlbaum und Schering und stellten meistens chemisch reine Präparate dar. Für das Lösen sowohl der untersuchten Stoffe als des Agars benutzte ich immer destilliertes Wasser.

Quellen der Versuchsfehler.

Der oben geschilderten Versuchsanstellung haften manche Fehler an. Dieselben lassen sich in 2 Gruppen teilen.

Zur ersten gehören diejenigen Fehler, welche die Versuche unvergleichbar machen könnten. Ich meine Schwankungen in der Temperatur, in der Agarkonzentration, in der Versuchsdauer und im Alter der Wurzeln. Es ist kaum anzunehmen, daß alle diese Schwankungen die Resultate meiner Versuche wesentlich beeinflussen dürften. Denn sie bewegten sich stets in einem engen Spielraum.

Zur zweiten Gruppe der Fehler gehören diejenigen, welche die Bestimmung der auf die Wurzeln einwirkenden Konzentrationen ungenau machen könnten. 7 Fehler gehören hierher.

1. Bei der Bereitung der Lösungen benutzte ich zuweilen Präparate, die nicht chemisch rein und völlig trocken waren. Zudem wurden sie auf einer Präzisionswage abgewogen, welche höchstens bis 0,02 g empfindlich war.

2. Die Ausflußgeschwindigkeit aus den Mariotteschen Flaschen war eine solche, daß durchschnittlich während 2—3 Stunden der Inhalt jeder Höhlung völlig erneuert war. Ob eine derartige Geschwindigkeit ausreichend war, um die ursprüngliche Konzentration der Flüssigkeit in der Höhlung konstant zu erhalten, weiß ich nicht. Ich gebe gerne zu, daß hier gewisse Schwankungen Platz greifen dürften. Mithin dürften auch die berechneten auf die Wurzeln einwirkenden Konzentrationen als der Wirklichkeit nicht absolut entsprechend gelten.

3. Eine gewisse Ungenauigkeit in der Berechnung könnte dadurch hervorgerufen werden, daß die Wurzeln eine nicht absolut lotrechte Stellung haben und sich in einer nicht absolut gleichen Entfernung von der Vorderfläche des Blocks befinden könnten.

4. Auch kann leicht ein Fehler beim Messen desjenigen Abstandes vorkommen, in dem sich die Wurzeln von der Vorder-

fläche des Blocks befinden. Dieser Fehler scheint übrigens unvermeidlich zu sein. Denn nicht alle Wurzeln haben gleiche Dicke und dazu nimmt die Dicke je einer Wurzel nach unten hin allmählich ab. Je nach dem Niveau, auf welchem die Ablesung gemacht wird, erhält man verschiedene Werte. Unter diesen Umständen schien es mir am zweckmäßigsten, die Ablesungen auf dem Niveau der Mitte der Wurzel zu machen.

5. Da die Balken die Querschnittsfläche des Agarblocks einengen, so kommt es zu einer Modifikation der normalen Verteilung von Diffusionsgeschwindigkeiten und Konzentrationen. Denn die Gleichung (2), welche unten angeführt und unseren sämtlichen Berechnungen zugrunde gelegt ist, setzt voraus, daß der Agarblock überall den gleichen Querschnitt hat.

6. Der Agarblock ragt über dem Niveau der in den Höhlungen befindlichen Flüssigkeiten stets um $^1/_2$—1 cm empor. In diesem Teil des Blocks mußte also der Strom eine Richtung nehmen, die von der üblichen horizontalen abwich.

7. Die Dauer der vorläufigen Diffusion dürfte sich für das Stationärwerden des Stromes als unzureichend erweisen. Da dieser Fehler besonders ins Gewicht fallen könnte, so ist es nötig, hier näher darauf einzugehen. Zunächst mögen aber diejenigen theoretischen Sätze aus der Diffusionslehre in aller Kürze vorausgeschickt[1]) werden, welche meinen Berechnungen zugrunde liegen.

Für den Fall, daß der Diffusionsvorgang nur nach einer Richtung hin und in einem prismatischen Gefäße stattfindet, wird derselbe durch die Differentialgleichung ausgedrückt:

$$dy/dt = -k\ d^2y/dx^2 \qquad (1).$$

Hier bedeutet x die Strecke in der Richtung der Diffusion, y — die Konzentration, t — die Zeit; k ist die Diffusionskonstante; das negative Zeichen bedeutet, daß der Strom in der Richtung der kleineren Konzentrationen verläuft.

Ist ein stationärer Zustand eingetreten, d. h. wird an zwei Stellen des Diffusionsgefäßes die Konzentration andauernd konstant erhalten, und ist genügend Zeit verflossen, so ist die Konzentration nicht mehr von der Zeit abhängig, und die Gleichung (1) reduziert sich auf

$$d^2y/dx^2 = 0 \qquad (2),$$

woraus

$$dy/dx = a \qquad (3)$$

und

$$y = ax + b \qquad (4)$$

1) Ich folge dabei Ostwald, a. a. O.

folgt, wo a und b die Integrationkonstanten sind, die aus den Versuchsbedingungen bestimmt werden müssen.

Um a und b zu bestimmen, stellen wir sukzessiv x und y der Null gleich. Bezeichnen wir die Ausgangskonzentration (vor dem Block) durch y_0, die Dicke des Blocks durch l, so finden wir: $y_0 = b$ und $al + b = 0$, woher

$$a = -b/l = y_0/l \qquad (5)$$

folgt und die Gleichung (4) gestaltet sich folgendermaßen um:

$$y = -\frac{y_0}{l}x + y_0 = \frac{y_0(l-x)}{l} \qquad (6).$$

Die Gleichung (6) gestattet, die Konzentration des diffundierenden Stoffes an einem beliebigen Punkte des Blocks zu berechnen, falls nur die Ausgangskonzentration (y_0), die Dicke des Blocks (l) und der Abstand (x) des gegebenen Punktes von der Ausgangskonzentration bekannt sind.

Nach dieser (6) Formel wurden überall Konzentrationen berechnet, welche auf die Vorderseite der in den Block eingesetzten Wurzeln einwirkten. x bezeichnet also den Abstand von der vorderen Fläche des Agarblocks bis zur vorderen, d. h. gegen steigende Konzentrationen gewandten Flanke der Wurzel.

Wie aus der Gleichung (3) ersichtlich, ist das Konzentrationsgefälle für je einen Block und für je eine Ausgangskonzentration konstant, und zwar $\frac{-y_0}{l}$ gleich. Ist daher l in Millimetern ausgedrückt, so repräsentiert die angeführte Größe die Differenz derjenigen Konzentrationen, welche sich in zwei voneinander in der Richtung des Stromes um 1 mm abstehenden Punkten befinden. Diese Größe ist weiterhin in meinen Tabellen als „Konzentrationsgefälle auf je 1 mm“ angeführt. Da aber der Durchmesser des unteren Teiles der *Lupinus*-Wurzeln ungefähr 1 mm mißt, so weist „Konzentrationsgefälle auf je 1 mm“ zugleich darauf hin, wie groß die Differenz der auf die opponierten Wurzelflanken einwirkenden Konzentrationen ist[1]).

---

1) Dieser Schluß ist nur dann gültig, wenn die Wurzeln für die diffundierenden Stoffe in demselben Grade permeabel sind, wie der Agarblock selbst. Anderenfalls muß es zu einer Perturbation in der normalen Verteilung der diffundierenden Substanz kommen. Vermutlich dürfte dabei vor der Vorderflanke der Wurzel eine Stoffanhäufung entstehen, hinter der Hinterflanke dagegen ein verminderter osmotischer Druck herrschen. Diese Perturbation des Stromes müßte entweder während des ganzen Versuchs dauern, wenn die Wurzel absolut unpermeabel wäre, oder nur solange, bis die diffundierende Substanz die Wurzel durchdrungen hätte.

Ich betrachte also des weiteren das Verhalten der Wurzeln lediglich unter den Bedingungen eines stationären Diffusionsstromes. Da aber der letztere nicht sofort, sondern erst nach einiger Zeit stationär wird, so durfte ich den eigentlichen Versuch mit den Wurzeln nicht früher beginnen, als dank vorläufiger Diffusion der stationäre Zustand des Diffusionsstromes erreicht war. Wie lange mußte nun zu diesem Zwecke die vorläufige Diffusion fortgesetzt werden? Diese Frage läßt sich nicht bestimmt beantworten, und zwar aus folgenden Gründen.

Solange der diffundierende Stoff den Agarblock durchsetzt, d. h. in jedem sukzessiven Momente wieder neue und neue Teile von reinem Agar angreift, bleibt der Diffusionsstrom unstationär. Sobald aber die ersten Spuren des diffundierenden Stoffes nach dem Durchdringen des Blockes in das die hintere Blockfläche umspülende Wasser zu treten beginnen, hört der unstationäre durch die Gleichung (1) ausgedrückte Zustand des Stromes auf. Doch ist auch der stationäre durch die Gleichung (2) ausgedrückte Zustand des Stromes gleichfalls noch nicht eingetreten. Wie lange dieses Zwischenstadium, welches man als den Vorgang des Stationärwerdens eines Diffusionsstromes bezeichnen dürfte, dauert, ist mir unbekannt.

Bei solcher Lage der Dinge habe ich eine gewisse Unbestimmtheit in meiner Versuchsanordnung zulassen müssen, und zwar in bezug auf die Dauer der vorläufigen Diffusion. Wie lange sie in meinen Versuchen tatsächlich dauerte, ist schon oben angeführt. Es fragt sich nunmehr, warum sie gerade eine solche Dauer hatte.

Wir haben gesehen, daß während der vorläufigen Diffusion 2 Prozesse stattfinden mußten: 1. das Durchdringen des Stoffes durch den Agarblock und 2. das Stationärwerden des Stromes. Nur die Dauer des ersten Prozesses wurde von mir für die meisten untersuchten Stoffe festgestellt. Zu diesem Zweck verfuhr ich folgendermaßen.

Bekanntlich ist der Weg, den ein unstationärer Diffusionsstrom zurücklegt, durch die folgende Gleichung Stefans ausgedrückt:

$$h = a\sqrt{t} \qquad (7).$$

In derselben bedeutet t die Zeit in Tagen; a den in Zentimetern gemessenen Weg, welchen ein Stoff in den ersten 24 Stunden zurücklegt.

a ist eine Konstante, welche 1. für jede Konzentration und 2. für jeden Stoff spezifisch ist.

Was das erste Verhältnis anbelangt, so fand Yégounow[1]), daß, wenn die Konzentration (x) des Stoffes in geometrischer Progression zunimmt, die Verbreitungsgeschwindigkeit (v) desselben in arithmetischer Progression steigt. Indessen läßt sich v als eine Funktion von a ausdrücken. In der Tat

$$v = \frac{dh}{dt} = \frac{d(a\sqrt{t})}{dt} = \frac{a}{2\sqrt{t}}.$$

Da aber aus der Gleichung (7) $\sqrt{t} = h/a$ folgt, so ist

$$v = \frac{a}{2\sqrt{t}} = \frac{a^2}{2h}.$$

Wenn man der Einfachheit halber v stets in demjenigen Querschnitt des Diffusionsgefäßes bestimmt, der von der Ausgangslösung um 1 cm entfernt ist, so ist

$$v = a^2/2.$$

Auf diese Weise ist der von Yégounow festgestellte Zusammenhang zwischen x und v durch die Gleichung ausgedrückt:

$$x = 2^{a^2/m} \qquad (8),$$

wo m eine für jeden Stoff spezifische Konstante ist.

Was nun den Zusammenhang zwischen a und der Stoffnatur betrifft, so stellte Yégounow fest, daß das Verhältnis der Diffusionskonstante zur Diffusionsgeschwindigkeit (in einem gegebenen Abstand von der Ausgangskonzentration) für die äquimolekulare Lösungen aller Stoffe konstant ist:

$$\frac{K}{v} = \frac{K_1}{v_1} = \ldots\ldots \frac{K_n}{v_n} = \text{const.}$$

Da aber $v = a^2/2$ ist, so gelangen wir zur Gleichung:

$$\frac{K}{a^2} = \frac{K_1}{a_1^2} = \ldots\ldots \frac{K_n}{a_n^2} = \text{const.} \qquad (9).$$

Um also die Dauer des Durchdringens des Agarblocks seitens des diffundierenden Stoffes zu bestimmen, hatte ich Folgendes zu erfüllen. 1. Für einige beliebige Konzentrationen irgend eines Stoffes mußte ich a in der Gleichung (7) bestimmen. 2. Unter Zuhilfenahme der Gleichung (8) war a für verschiedene Konzentrationen des nämlichen Stoffes zu berechnen. 3. Unter Zuhilfenahme der Gleichung (9) mußte ich a für verschiedene Konzentrationen aller der Stoffe berechnen, deren Diffusionskonstanten

---

1) M. Yégounow, Compt. rend., t. 142, p. 954.

bekannt sind[1]). 4. Auf Grund der gefundenen Werte von a hatte ich aus der Gleichung (7) t zu bestimmen.

Es ist überflüssig, das sämtliche Ziffermaterial, über das ich in dieser Hinsicht verfüge, anzuführen. Es wird wohl genügen hervorzuheben, daß die übliche Dauer der vorläufigen Diffusion die Zeit mindestens um das Doppelte übertraf, welche nötig war, damit die gegebene Substanz durch den ganzen Agarblock diffundieren konnte. Ob sich während dieser überschüssigen Zeit ein stationärer Zustand herausbildete oder nicht, dürfen die unten in meinen Tabellen angeführten Zahlen als genau oder annähernd betrachtet werden. Übrigens ist es möglich, daß mitunter beiderlei zutreffen könnte. Im Falle hoher Konzentrationen oder dünner Blöcke dürfte ja der Diffusionsstrom schon stationär sein, im Falle niedriger Konzentrationen oder dickerer Blöcke dagegen dürfte er den stationären Zustand noch nicht erreichen.

Erklärung der Tabellen.

Die Ergebnisse meiner Versuche sind in Tabellen zusammengefaßt. Die Tabelle Nr. 45 ausgenommen, beziehen sich alle übrigen auf Wurzeln von *Lupinus albus*.

Jede Tabelle aus den ersten 44 faßt Versuche zusammen, die mit je einem Stoffe angestellt wurden. Tabelle Nr. 45 faßt alle die Versuche zusammen, welche mit *Helianthus*-Wurzeln ausgeführt wurden.

Die Tabellen enthalten nur ausgewählte Versuche.

Jede Tabelle enthält folgende Angaben.

Zunächst gebe ich, und zwar in Stunden, die Dauer sowohl der vorläufigen Diffusion als des eigentlichen Versuches an.

Dann folgen die Grenzen, zwischen denen die Temperatur während der Gesamtdauer der vorläufigen Diffusion und des Versuches schwankte. Die Grade sind nach Celsius angegeben.

Ferner folgen: die Ausgangskonzentration, die Konzentration an der Vorderflanke der Wurzel und das Konzentrationsgefälle auf je 1 mm. Die Konzentrationen sind überall in Grammmolekeln ausgedrückt.

---

1) Man kann hierzu empirische Data gebrauchen. Ich zog aber im Falle von Elektrolyten vor, diese Konstanten nach der bekannten Formel Nernsts

$$K = 0{,}04485 \cdot \frac{u\,v}{u + v}\,[1 + 0{,}0034\,(t - 18)]$$

zu berechnen.

Dann führe ich, und zwar in Millimetern, die Dicke des Agarblocks und den Abstand von der Ausgangskonzentration (d. h. von der Vorderfläche des Blocks) bis zur Vorderflanke der Wurzel an.

Ferner wird die Anzahl der in einer Reihe befindlichen Wurzeln sowie deren mittlerer Zuwachs während des Versuches in % angegeben. Bei der Berechnung der Prozente verfuhr ich folgendermaßen. Den durchschnittlichen Zuwachs der Kontrollwurzeln setzte ich 100 % gleich und rechnete dann auf Grund dieser Einheit den mittleren Zuwachs der in einer Reihe befindlichen Wurzeln im Versuch um. Diese Weise einer Feststellung des Zuwachses wurde in den Versuchen der Tabellen Nr. 1—45 und 48 angewandt. In den Tabellen Nr. 46, 47 und 50 ist die Länge der Wurzeln sowohl des Experiments als der Kontrolle vor und nach dem Versuch in Millimetern angegeben.

Schließlich befinden sich in der letzten vertikalen Kolonne je einer Tabelle die Resultate des Versuches. Wegen der Kürze bediene ich mich hier der folgenden Symbole. Das Zeichen + bedeutet die positive Krümmung, d. h. eine Krümmung, die gegen den Diffusionsstrom gerichtet ist. Das Zeichen — bedeutet die negative Krümmung, d. h. eine Krümmung, die in der Richtung des Diffusionsstromes aufgetreten ist. Das Zeichen $\underline{+}$ bedeutet, daß die Wurzel sich seitlich gekrümmt hat, und zwar derart, daß die Krümmungsfläche senkrecht zu der Richtung des Stromes im Block orientiert ist. Die Zeichen $\genfrac{}{}{0pt}{}{+}{+}$ und $\genfrac{}{}{0pt}{}{-}{+}$ bedeuten die Krümmungen, die zwischen + und $\underline{+}$ bezw. — und $\underline{+}$ liegen. Die Symbole $\begin{cases}+\\-\end{cases}$, $\begin{cases}-\\+\end{cases}$, $\begin{cases}-\\-\end{cases}$, $\begin{cases}+\\+\end{cases}$ usw. bedeuten, daß die Wurzel eine kombinierte Krümmung gebildet hat. Das obere Zeichen bei je einer Parenthese bezieht sich auf die Krümmung, welche im oberen Teil der Wurzel eingetreten ist, das untere Zeichen dagegen bezieht sich auf die Krümmung, die im unteren Teil der Wurzel lokalisiert ist. Folgt je einem der beschriebenen Symbole eine Ziffer, so bedeutet sie, um wie viel Grade die Wurzel sich von der Vertikale abgekrümmt hat. Fehlen den Symbolen die Ziffern, so weist es darauf hin, daß die Ablenkungswinkel weniger als 5° betragen haben. Das Zeichen 0 bedeutet, daß die Wurzel gerade geblieben ist. In den Fällen, wo die Reaktion der Wurzel durch die angeführten Symbole nicht oder nur schwer beschrieben werden konnte, steht daneben das Fragezeichen. Durch die Zeichen 2 = 0; 5 = +10 usw. wird angezeigt,

daß 2 Wurzeln gerade geblieben, 5 Wurzeln positiv, und zwar unter 10°, gekrümmt sind usw.

In der Rubrik der Resultate sind auch etwaige Abweichungen von dem normalen Turgeszenzgrad der Wurzeln erwähnt.

In den Tabellen ist nicht besonders angegeben, in wieviel Reihen die Wurzeln im Block angeordnet wurden. Die betr. Data lassen sich aber indirekt aus den angeführten Angaben leicht entnehmen und so fort. Sind in einem Versuch 2 Konzentrationen an der Vorderflanke der Wurzel angeführt, so bedeutet es, daß die letzteren in 2 Reihen angeordnet wurden.

In den Tabellen Nr. 46, 47 und 50 wird außerdem nicht angegeben, wieviel Wurzeln sich in je einer Reihe befanden. Diese Zahl ist gleichfalls leicht zn ersehen, weil hier für jede Wurzel sowohl Zuwachs als Resultate einzeln angeführt sind.

Experimentelles.

Das Verhalten der Wurzeln im Diffusionsstrome.

Den Einfluß des Diffusionsstromes habe ich hauptsächlich an den Wurzeln von *Lupinus albus* und nur teilweise an denen von *Helianthus annuus* untersucht.

Die Ergebnisse der mit *Lupinus* angestellten Versuche sind in den Tabellen Nr. 1—44 zusammengefaßt.

Die mit *Helianthus* ermittelten Resultate befinden sich in der Tabelle Nr. 45.

Die *Lupinus*-Wurzeln wurden im Diffusionsstrome von 44 Stoffen untersucht. Die Tabellen Nr. 1—8 fassen Versuche zusammen, die mit 8 Nichtelektrolyten ausgeführt wurden. Die übrigen 36 Tabellen fassen die Versuche zusammen, welche mit Elektrolyten angestellt wurden, und zwar befinden sich in den Tabellen Nr. 9—12 Versuche mit 4 Säuren, in den Tabellen Nr. 13—14 die mit 2 Alkalien, in den Tabellen Nr. 15—44 die mit 30 Salzen.

Die *Helianthus*-Wurzeln wurden im Diffusionsstrom von 6 Stoffen untersucht, und zwar einer Säure, einem Alkali und 4 Salzen.

Führen wir jetzt unsere Tabellen an.

Tabelle 1. Borsäure.

In den Versuch. 1 u. 4 ist die Dauer der vorläuf. Diff. 44 Std., die des Vers. 31 Std. Temperat. 19—22°.
— 2 u. 5 — — 24 „ — 24 „ — 16—18°.
— 3 u. 6 — — 49 „ — 27 „ — 18—20°.
— 7 — — 26 „ — 30 „ — 15—17°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentr. an der Vorderfl. d. Wurz.	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,1	30	9	0,07	0,0033	7	12	7 = 0
	—	—	20	0,033	—	7	43	2 = + 20; 1 = + 10; 2 = $\overset{+}{\pm}$ 20; 1 = $\underline{+}$ 20; 1 = ?
2	0,04	10	5	0,02	0,004	5	20	Nach 3, 10 u. 24 Std. alle 5 = 0
3	0,03	30	9	0,021	0,001	7	32	7 = 0
	—	—	19	0,011	—	7	76	7 = 0
4	0,01	30	10	0,0067	0,00033	7	120	5 = 0; 2 = $\underline{+}$
	—	—	18	0,004	—	7	107	3 = 0; 4 = $\underline{+}$
5	0,008	10	5	0,004	0,0008	5	60	Nach 3 u. 10 Std. 5 = 0 „ 24 Std. 4 = 0; 1 = $\underline{+}$
6	0,003	30	7	0,0023	0,0001	7	136	7 = 0
	—	—	18	0,0012	—	7	129	7 = 0
7	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	138	Nach $7^1/_2$ Std. 5 = 0 „ 30 St. 4 = 0; 1 = $\overset{=}{+}$

Tabelle 2. Äthylalkohol.

In den Versuch. 1 u. 7 ist die Dauer der vorläuf. Diff. 50 Std., die des Vers. 28 Std. Temperat. 15—16°.
— 2, 5 u. 6 — — 49 „ — 21 „ — 15—18°.
— 3 u. 4 — — 24 „ — 24 „ — 16—18°.

1	1,98	32	9	1,424	0,0619	7	0	7 = +. Spitzen braun, Turgor sehr schwach
	—	—	21	0,681	—	7	36	5 = 0; 1 = + 10; 1 = +
2	1,0	31	10	0,678	0,03226	7	39	7 = 0
	—	—	21	0,323	—	7	55	3 = 0; 2 = — 20; 1 = $\underline{+}$ 10; 1 = $\overset{=}{+}$ 30
3	0,8	10	5	0,4	0,08	5	25	Nach $3^1/_2$, 10 u. 24 Std. 5 = 0
4	0,2	10	5	0,1	0,02	5	51	
5	0,1	31	11	0,065	0,00323	7	80	5 = 0; 1 = —; 1 = + 10
	—	—	20	0,036	—	7	74	6 = 0; 1 = + 20
6	0,01	32	8	0,0075	0,000312	7	95	4 = 0; 2 = $\underline{+}$; 1 = $\underline{+}$ 20
	—	—	21	0,0034	—	7	106	6 = 0; 1 = $\underline{+}$ 80
7	0,001	32	10	0,00069	0,0000313	7	89	2 = 0; 2 = $\underline{+}$ 30; 1 = — 30; 1 = — 50; 1 = + 40
	—	—	22	0,00031	—	7	95	3 = 0; 1 = — 10; 1 = — 25; 1 = $\overset{+}{\pm}$ 30; 1 = $\overset{=}{+}$ 20

Tabelle 3. Glyzerin.

In den Versuch.		ist die Dauer der vorläuf. Diff.		die des Vers.	Temp.
	1 u. 4		26 Std.,	30 Std.	15—17°.
—	3 u. 5	—	— 49 „	— 21 „	— 15—18°.
—	2	—	— 50 „	— 28 „	— 15—16°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,5	10	5	0,25	0,05	5	63	Nach 8 Std. 5 = 0 „ 30 Std. 3 = ±; 1 = +; 1 = $\overset{=}{+}$
2	0,135	30	9	0,094	0,0045	7	74	1 = 0; 4 = ± 25; 1 = — 40; 1 = ± 40
	—	—	18	0,054	—	7	88	2 = 0; 2 = — 10; 1 = ± 30; 1 = $\overset{=}{+}$ 30; 1 = $\overset{=}{+}$ 40
3	0,0404	32	11	0,0265	0,00126	7	78	1 = 0; 2 = +; 2 = ± 30; 1 = ± 40; 1 = — 10
	—	—	20	0,0151	—	7	91	3 = 0; 2 = — 20; 1 = —; 1 = ± 15
4	0,01	10	5	0,005	0,001	5	104	Nach 8 Std. 5 = 0 „ 30 Std. 3 = —; 1 = $\overset{+}{\pm}$; 1 = $\underset{=}{+}$
5	0,0067	32	10	0,0046	0,00021	7	100	6 = 0; 1 = + 15
	—	—	20	0,0025	—	7	103	7 = 0

Tabelle 4. Chloralhydrat.

In den Versuch.		ist die Dauer der vorläuf. Diff.		die des Vers.	Temp.
	1 u. 4		49 Std.,	25 Std.	18—20°.
—	3 u. 5	—	— 24 „	— 24 „	— 16—18°.
—	2	—	— 44 „	— 31 „	— 19—22°.

1	0,02	30	9	0,014	0,00067	7	0	6 = +; 1 — 0
	—	—	20	0,0067	—	7	28	3 — 0; 1 = +; 1 - + 10; 1 = + 20; 1 = + 30
2	0,01	30	10	0,0067	0,00033	7	33	2 = +; 2 = + 10; 2 = + 15; 1 = + 20
	—	—	18	0,004	—	7	77	6 = 0; 1 = ±
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	6	Nach 3 Std. 5 = 0 „ $9^1/_2$ Std. 5 = + „ 24 Std. 2 = + 20; 3 = + 30
4	0,002	32	9	0,00144	0,0000625	7	66	7 = 0
	—	—	19	0,00081	—	7	91	3 = 0; 3 = ±; 1 = — 15
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	60	Nach 3 Std. 5 = 0 „ $9^1/_2$ Std. 4 = 0; 1 = + „ 24 Std. 3 = 0; 1 = +; 1 = $\overset{=}{+}$ 10

Tabelle 5. Harnstoff.

In den Versuch. 1, 4 u. 5 ist die Dauer der vorläuf. Diff. 49 Std., die des Vers. 26 Std. Temp. 18—20°.
— 3 u. 6 — — 26 „ — 30 „ — 15—17°.
— 2 — — 44 „ — 31 „ — 19—22°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,03	32	10	0,0207	0,00094	7	18	2 = 0; 2 = + 10; 2 = + 20; 1 = + 30
	—	—	21	0,0103	—	7	95	2 = 0; — 40; ± 10; ± 20; + 40; + 30
2	0,01	29	10	0,0067	0,000345	7	94	4 = 0; 2 = ±; 1 = +
	—	—	19	0,0035	—	7	127	6 = 0; 1 = ±
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	97	Nach 6½ Std. 5 = 0
								„ 30 Std. 1 = 0; 3 = —; 1 = ±
4	0,003	31	9	0,00213	0,000097	7	101	5 = 0; 1 = ± 10; 1 = $\overset{\mp}{+}$ 10
	—	--	20	0,00106	—	7	123	6 = 0; 1 = ± 10
5	0,001	30	9	0,0007	0,000033	7	70	6 = 0; 1 = ± 10
	—	—	19	0,00037	—	7	90	5 = 0; 1 = — 10; 1 = — 50
6	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	135	Nach 6½ Std. 5 = 0
								„ 30 Std. 3 = 0; 2 = —

Tabelle 6. Traubenzucker.

In den Versuch. 1, 3 u. 5 ist die Dauer der vorläuf. Diff. 49 Std., die des Vers. 21 Std. Temp. 15—18°.
— 2. u. 4 — — 26 „ — 30 „ — 15—17°.

1	0,2	30	8	0,147	0,0067	7	85	$\overset{+}{=}$ 40; — 30; 0; ? 0; ? ±; 2 = ± 40
	—	—	19	0,073	—	7	85	+ 80; ± 40; $\overset{+}{=}$ 30; — 20, — 30; 2 = — 40
2	0,1	10	5	0,05	0,01	5	95	Nach 6 Std. 5 = 0
								„ 30 Std. 4 = $\overset{=}{+}$; 1 = —
3	0,01	32	10	0,0069	0,0003125	7	70	+ 50; + 10; — 10; 2 = + 40; 2 = $\overset{+}{\pm}$ 40
	—	—	21	0,0034	--	7	58	$\overset{+}{=}$ 40; ± 40; ± 25; 2 = — 20; 2 = — 30
4	0,01	10	5	0,005	0,001	4	120	Nach 6 Std. 4 = 0
								„ 30 Std. 2 = ±; 1 = $\overset{=}{+}$; 1 = $\overset{\mp}{+}$
5	0,001	31	7	0,00077	0,0000323	7	99	0; ±; +; ± 30; ± 50; $\overset{\mp}{+}$ 20; + 30
	—	—	19	0,00039	—	7	95	— 20; — 50; — 60; $\overset{+}{=}$ 30; $\overset{+}{=}$ 40; $\overset{\mp}{+}$ 40; + 40

Tabelle 7. Phenol.

In den Versuch. 2 u. 3 ist die Dauer der vorläuf. Diff. 49 Std., die des Vers. 28 Std. Temp. 18—20°.
— 1 — — 44 „ — 31 „ — 19—22°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,01	30	10	0,0067	0,00033	7	18	6 = +; 1 = $\overset{+}{\pm}$; Spitzen braun
	—	—	20	0,0033	—	7	29	$\underline{\pm}$40; $\underline{\pm}$60; $\overset{+}{\pm}$50; $\overset{+}{\pm}$40; $\overset{=}{+}$50; — 40; — 60
2	0,005	29	8	0,00351	0,000167	7	51	2 = 0; 2 = — 10; 2 = — 20; 1 = $\underline{\pm}$ 15.
	—	—	18	0,00184	—	7	57	—30; —40; $\overset{=}{+}$20; $\overset{=}{+}$50; $\underline{\pm}$40; +20; +40
3	0,0015	30	9	0,00105	0,00005	7	81	+50; $\overset{+}{\pm}$60; $\overset{+}{\pm}$40; 0; $\underline{\pm}$ 50; 2 = $\underline{\pm}$ 30
	—	—	20	0,0005	—	7	78	$\overset{=}{+}$ 30; — 50; — 30; $\underline{\pm}$ 30; $\underline{\pm}$ 20; 2 = 0

Tabelle 8. Anilin.

In den Versuch. 1 u. 2 ist die Dauer der vorläuf. Diff. 44 Std., die des Vers. 31 Std. Temp. 19—22°.
— 3 — — 49 „ — 25 „ — 18—20°.

1	0,05	30	9	0,035	0,00167	7	0	7 = 0; Spitzen plasmolysiert
	—	—	17	0,0217	—	7	16	$\underline{\pm}$ 60; $\underline{\pm}$ 30; +; +40; 3 = + 10
2	0,01	31	12	0,0061	0,00032	7	32	—20; $\overset{=}{+}$ 40; ? 0; $\underline{\pm}$ 55; $\underline{\pm}$ 45; $\underline{\pm}$ 40; $\overset{+}{\pm}$ 40
	—	—	20	0,0036	—	7	42	+ 30; — 30; $\overset{\mp}{+}$ 50; 2 = $\underline{\pm}$ 50; 2 = $\underline{\pm}$ 40
3	0,003	32	9	0,00216	0,000094	7	51	—; +; 0; $\underline{\pm}$ 30; $\underline{\pm}$ 40; 2 = $\overset{+}{\pm}$ 50
	—	—	21	0,00103	—	7	83	4 = 0; $\overset{=}{+}$20; $\overline{\pm}$25; $\overset{=}{+}$ 40

Tabelle 9. H_2SO_4.

In den Versuch. 2 u. 3 ist die Dauer der vorläuf. Diff. 24 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 17—19°.
— 1 — — 48 „ — 20 „ — 17½—20°.
— 4 — — 44 „ — 25 „ — 16—19°.

1	0,00523	39	6,5	0,00436	0,000134	3	21	3 = 0. Abgestorben
	—	—	19,5	0,00262	—	3	58	1 = + 15; 2 = + 40
	—	—	30,5	0,00114	—	3	108	2 = 0; 1 = —
2	0,0042	39,5	7,5	0,00339	0,0001	1	31	0. Tot
	—	—	10	0,00312	—	1	53	+ 90
	—	—	15	0,0026	—	1	90	+ 15
	—	—	16	0,00249	—	1	75	— 25
	—	—	25,5	0,00148	—	1	107	+
	—	—	27	0,00132	—	1	90	+ 15
3	0,00313	21	4,5	0,00246	0,000149	1	53	+ 55. Spitze plasmolysiert
	—	—	5	0,00239	—	1	60	+ 30
	—	—	12	0,00134	—	1	113	+ 15
	—	—	13,5	0,00112	—	1	160	0
4	0,00095	40	10,5	0,00072	0,0000238	2	86	2 = 0
	—	—	20,5	0,00047	—	2	71	1 = $\underline{\pm}$; 1 = 0
	—	—	32,5	0,00019	—	2	69	2 = 0

Tabelle 10. HNO_3.

In Vers. 1 u. 3 ist die Dauer d. vorl. Diff. 45 Std., die des Vers. 27 Std. Temp. 17—19°.
— 2 — — 47 „ — 24 „ — 15—17½°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,00213	40	11	0,00154	0,0000533	3	0	3 = 0. Plasmolysiert
	—	—	22	0,00096	—	3	0	3 = 0. Plasmolysiert
	—	—	32	0,00042	—	3	94	1 = — 15; 2 = — 20
2	0,00053	21	6	0,00038	0,0000254	3	73	1 = — 15; 2 = +
	—	—	14	0,00017	—	3	70	1 = 0; 2 = + 10.
3	0,00043	40	9	0,000331	0,0000107	3	85	3 = 0
	—	—	20	0,000213	—	3	122	1 = 0; 2 = + 20
	—	—	30	0,000106	—	3	86	1 = —15; 1 = +15; 1 = $\overset{+}{\pm}$ 20

Tabelle 11. Essigsäure.

In Vers. 1 u. 2 ist die Dauer d. vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 23 Std. Temp. 16—19°.
— 3 u. 4 — — 47 „ — 25 „ — 16—18°.

1	0,00538	21	7	0,0035	0,000256	3	18	3 = 0. Plasmolysiert
	—	—	14	0,0017	—	3	46	+ 30, + 40, + 25
2	0,00358	40	10	0,000268	0,0000896	3	22	3 = 0. Plasmolysiert
	—	—	20	0,000179	—	3	85	—; $\underline{\pm}$; $\underline{\pm}$
	—	—	29	0,00098	—	3	86	+ 10; $\underline{\pm}$; $\underline{\pm}$
3	0,00358	22	6	0,00261	0,000163	3	29	3 = 0. Plasmolysiert
	—	—	15,5	0,00105	—	3	82	1 = 0; 2 = — 25
4	0,00179	20	6	0,00125	0,0000896	3	72	1 = 0; 2 = + 15
	—	—	14	0,00053	—	3	94	1 = 0; 2 = + 15

Tabelle 12. Zitronensäure.

In Vers. 1, 2 u. 3 ist die Dauer d. vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 23 Std. Temp. 16—19°.
— 2 — — 47 „ — 25 „ — 16—18°.

1	0,00208	40	9	0,00161	0,0000521	3	16	3 = 0. Plasmolysiert
	—	—	18	0,00114	—	3	67	$\underline{\pm}$ 20; $\overline{\mp}$ 20; $\overline{\mp}$ 25
	—	—	28	0,00062	—	3	57	— 10; — 20; $\overset{\mp}{+}$ 40
2	0,00063	19	5,5	0,00044	0,000033	3	24	3 = 0. Spitzen plasmolysiert
	—	—	12,5	0,00021	—	3	73	+ 35; 2 = + 30
3	0,00047	20	5	0,000352	0,0000234	3	52	+ 30; 2 = + 20
	—	—	12	0,000188	—	3	70	$\underline{\pm}$ 10; $\underline{\pm}$ 20; $\underline{\pm}$ 25
4	0,00016	22	7	0,000107	0,0000071	3	53	+ 20; — 25; $\overline{\mp}$ 30
	—	—	14	0,000057	—	3	88	— 20; $\overset{=}{+}$ 20; $\overset{\mp}{+}$ 10

Tabelle 13. NaOH.

In Vers. 1 ist die Dauer der vorl. Diff. 48 St., die des Vers. 24 Std. Temp. 15½—20°.
— 2, 3 u. 5 — — 49 „ — 24 „ — 16—20°.
— 4. u. 6 — — 47 „ — 26 „ — 17½—21°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. b. z. Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,0152	40	6	0,0129	0,00038	4	19	3 = 0
	—	—	18	0,0083	—	3	58	1 = — 90; 2 = ∓ 55
	—	—	29	0,0041	—	3	74	0; +; + 40
2	0,01013	41	6	0,0086	0,000247	3	29	1 = 0; 2 = + 15
	—	—	17	0,0059	—	2	38	+ 70; + 65
	—	—	26	0,0037	—	3	65	1 = + 40; 2 = + 15
3	0,00507	41	11	0,0037	0,000124	3	32	+ 55; + 55; + 30
	—	—	22	0,00234	—	3	81	3 = +
	—	—	34	0,00086	—	3	116	3 = 0
4	0,0038	40	10	0,00285	0,000095	3	51	1 = 0; 2 = +
	—	—	30	0,00095	—	3	60	3 = 0
5	0,0038	21	4	0,00307	0,00018	3	72	+ 25; + 40; + 40
	—	—	12	0,00162	—	3	98	2 = 0; 1 = ±
6	0,00253	40	12	0,00177	0,0000633	3	77	2 = 0; 1 = ±
	—	—	26	0,00088	—	3	101	3 = 0

Tabelle 14. NH_4OH.

In Vers. 1 u. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 47 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—19°.
— 2 — — 48 „ — 24 „ — 15—17½°.
— 4 — — 50 „ — 24 „ — 15½—19°.

1	0,02246	38	11	0,016	0,00059	3	0	3 = 0. Turgor schwach
	—	—	23	0,0088	—	3	13	+ 20, 0; + 20
	—	—	30	0,0047	—	3	62	± 50; ± 30; ± 30
2	0,00842	22	7	0,0057	0,000383	3	40	+ 40; + 50; + 70
	—	—	15	0,0026	—	3	82	± 40; ± 75; + 30
3	0,0057	40	9	0,00435	0,000143	3	62	+ 30; ± 30; ± 40
	—	—	20	0,0028	—	3	100	1 = — 15; 2 = + 15
	—	—	30	0,0014	—	3	99	3 = 0
4	0,00168	22	7	0,00115	0,000077	3	154	±; 0; + 10
	—	—	15	0,000533	—	3	170	±; 2 = 0

Tabelle 15. LiCl.

In Vers. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 49 Std., die des Vers. 25 Std. Temp. 16—17½°.
— 1 — — 50 „ — 28 „ — 15—16°.
— 2 — — 22 „ — 24 „ — 16—20°.
— 4 — — 21 „ — 24 „ — 15—17°.
— 5 — — 30 „ — 24 „ — 19—20°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,1	29	8	0,0724	0,00345	7	26	7 = 0
	—	—	19	0,0345	—	7	103	3 = 0; —; — 10; — 40; $\mp$ 40
2	0,05	10	5	0,025	0,005	3	38	Nach 8½ Std. 3 = 0 „ 24 Std. 0; + 10; $\mp$ 20
3	0,03	30	8	0,022	0,001	7	54	+; + 40; — 10; 2 = 0; 2 = + 10
	—	—	19	0,011	—	7	74	—; — 50; 5 = — 40
4	0,01	10	5	0,005	0,001	3	59	Nach 5 Std. 3 = 0 „ 24 Std. 0; — 10; — 20
5	0,005	10	5	0,0025	0,0005	4	57	—; ? —; — 50; — 20. Turg. schwach

Tabelle 16. Li_2SO_4.

In Vers. 1, 3 u. 5 ist die Dauer der vorl. Diff. 26 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 19—20°.
— 2 u. 4 — — 22 „ — 24 „ — 16—19½°.

1	0,02	10	5	0,01	0,002	3	22	0; + 15; $\mp$ 20
2	0,01	10	5	0,005	0,001	3	51	Nach 8 Std. 3 = 0 „ 24 Std. —; — 40; $\mp$ 40
3	0,005	10	5	0,0025	0,0005	3	44	0; — 15; $\mp$ 20
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	3	104	Nach 7½ Std. 3 = 0 „ 24 Std. — 25; + 30; $\mp$ 30
5	0,0005	10	5	0,00025	0,00005	3	92	—; $\mp$; + 10

Tabelle 17. NaCl.

In Vers. 1 u. 2 ist die Dauer der vorl. Diff. 47 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—18°.
— 3 u. 4 — — 28 „ — 24 „ — 19—21°.

1	0,34	37	10	0,249	0,0092	3	10	3 = 0. Spitzen plasmolysiert
	—	—	21	0,147	—	3	79	1 = 0; 2 = — 10
	—	—	31	0,055	—	3	119	2 = —; 1 = — 20
2	0,171	20	5	0,128	0,00855	3	40	— 20; — 25; — 30
	—	—	13	0,059	—	3	73	— 15; — 20; — 30
3	0,06	30	10	0,04	0,002	3	107	3 = 0
	—	—	21	0,018	—	3	129	0; — 10; — 15
4	0,009	30	9	0,0063	0,0003	3	131	3 = 0
	—	—	19	0,0033	—	3	136	3 = 0

Tabelle 18. Na_2SO_4

In Vers. 1 u. 2 ist die Dauer der vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 25 Std. Temp. 16—18°.
— 3 — — 22 „ — 27 „ — 16—19°.
— 4 — — 25 „ — 28 „ — 20—21°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,2	32	9	0,143	0,00625	7	29	7 = 0
	—	—	19	0,081	—	7	69	—50; —40; —30; —; ∓10; 0; +15
2	0,03	30	9	0,021	0,001	7	88	0; ±; ±20; ±20; —15; +10; +20
	—	—	18	0,012	—	7	90	±30; ±20; —55; ±40; 3 = —30
3	0,003	10	5	0,0015	0,0003	5	104	3 = 0; —20; {— / +
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	4	153	4 = 0

Tabelle 19. Essigsaures Natrium.

In Vers. 1 ist die Dauer der vorl. Diff. 50 Std., die des Vers. 28 Std. Temp. 15—16°.
— 2 — — 49 „ — 25 „ — 16—17½°.

1	0,03	32	10	0,0206	0,00094	7	21	7 = 0
	—	—	21	0,0103	—	7	62	4 = 0; 2 = ±10; 1 = +15
2	0,009	32	10	0,0061	0,000281	7	74	2 = 0; 2 = +; —; +10; +40
	—	—	22	0,0028	—	7	92	±50; ±40; ±60; —40; —45; 2 = —30

Tabelle 20. Na_2CO_3.

In Vers. 1 u. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 47 Std., die des Vers. 26 Std. Temp. 17½—21°.
— 2, 4 u. 5 — — 49 „ — 24 „ — 16—20°.

1	0,283	40	8	0,226	0,00707	3	7	3 = 0. Turgor schwach
	—	—	22	0,127	—	3	31	—; +; +
	—	—	33	0,049	—	3	70	—40; —30; 0
2	0,113	39	11	0,081	0,0029	3	24	3 = 0
	—	—	21	0,052	—	3	29	+55; 2 = +40
	—	—	32	0,02	—	3	76	—; 0; —25
3	0,094	40,5	5	0,082	0,00232	3	23	3 = 0. Turgor schwach
	—	—	15	0,059	—	3	38	—15; —40; 0
	—	—	26	0,033	—	3	50	+40; 2 = +55
4	0,0755	35	4	0,066	0,00216	3	18	0; 2 = +. Turgor schwach
	—	—	14	0,045	—	3	33	±90; 2 = ±40
	—	—	26	0,019	—	3	55	+15; 2 = +55
5	0,0189	39	4	0,0169	0,000484	3	56	3 = +55
	—	—	14	0,0122	—	2	93	+40; ∓15
	—	—	27	0,0056	—	3	114	3 = 0

Tabelle 21. $NaNO_3$.

In Vers. 1 ist die Dauer der vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 25 Std. Temp. 16—18°.
— 2 u. 4 — — 22 „ — 27 „ — 16—19°.
— 3 u. 5 — — 25 „ — 28 „ — 20—21°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,3	30	8	0,22	0,01	7	10	5 — 0; 2 = +. Turgor schwach
	—	—	18	0,12	—	7	45	∓10; ±20; —15; 2 = —20; 2 = —10
2	0,1	10	5	0,05	0,01	5	36	Nach 5 Std. 5 = 0
								„ 27 „ —30; —40; 3 = —50
3	0,03	10	5	0,015	0,003	3	133	0; —10; —15.
4	0,01	10	5	0,005	0,001	5	117	3 = 0; —20; —30
5	0,003	10	5	0,0015	0,0003	4	141	—; 3 = 0

Tabelle 22. KCl.

In Vers. 1, 3 u. 4 ist die Dauer d. vorl. Diff. 22 Std., die d. Vers. 24 Std. Temp. 16—19½°.
— 2 — — 31 „ — 22 „ — 20—22°.

1	0,1	10	5	0,05	0,01	5	22	Nach 6½ Std. 5 = 0
								„ 24 „ 1 = 0; 4 = —
2	0,03	30	9	0,021	0,001	3	104	3 = 0
	—	—	21	0,009	—	3	132	3 = 0
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	113	Nach 6½ Std. 5 = 0
								„ 24 „ +10; +10; —; 2 = —10
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	106	Nach 6½ Std. 5 = 0
								„ 24 Std. ±10; —15; ±20; 2 = —

Tabelle 23. K_2SO_4.

In Vers. 2 u. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 22 Std. die des Vers. 24 Std. Temp. 18—19½°.
— 1 — — 48 „ — 25 „ — 16—18°.

1	0,03	32	8	0,0225	0,00094	7	50	3 = 0; 2 = +20; ±; +
	—	—	20	0,0112	—	7	87	0; —; ∓20; ∓15; ∓30; 2 = —10
2	0,01	10	5	0,005	0,001	5	62	Nach 7 Std. 5 = 0
								„ 24 „ —; —10; —20; 2 = ∓20
3	0,001	10	5	0,0005	0,0001	4	102	Nach 7 Std. 4 = 0
								„ 24 „ 3 = 0; 1 = ∓20

Tabelle 24. KNO_3

In Vers. 1 ist die Dauer der vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 25 Std. Temp. 16—18°.
„ 2 u. 4 — — 22 „ — 24 „ — 16—19½°.
„ 3 u. 5 — — 22 „ — 27 „ — 16—19°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,2	29	9	0,1378	0,0069	7	26	+; —; 0; + 30; $\overset{+}{\pm}$; 2 = — 10
	—	—	18	0,0758	—	7	54	± 10; 0; — 15; — 20; 3 = — 10
2	0,1	10	5	0,05	0,01	5	39	Nach 7½ Std. 5 = 0 „ 24 „ 2=0; 2 = —; 1 = ∓ 30
3	0,05	10	5	0,025	0,005	5	37	Nach 5 Std. 5 = 0 „ 27 Std. 0; ∓ 10; —10; —15; —30
4	0,01	10	5	0,005	0,001	5	78	Nach 7½ Std. 5 = 0 „ 24 Std. 0; —25; +30; ± 25; ∓ 30
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	95	Nach 5 Std. 5 = 0 „ 27 „ 5 = 0

Tabelle 25. K_2CO_3.

In Vers. 2 ist die Dauer der vorl. Diff. 22 Std., die des Vers. 27 Std. Temp. 16—19°.
„ 1 u. 3 — — 22 „ — 24 „ — 16—19½°.

1	0,01	10	5	0,005	0,001	5	36	Nach 7 Std. 5 = 0 „ 24 „ — 30; + 50; 3 = + 40
2	0,005	10	5	0,0025	0,0005	5	59	+; + 30; $\overset{+}{\pm}$ 10; 2 = + 20
3	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	78	Nach 7 Std. 5 = 0 „ 24 Std. +; — 15; ± 40; + 30; — 40

Tabelle 26. $KClO_3$.

In Vers. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 26 Std., die des Vers. 25 Std. Temp. 19—20°.
„ 1 u. 2 — — 22 — 27 „ — 16—19°.
„ 4 u. 5 — — 22 — 24 „ — 16—19½°.

1	0,25	10	5	0,125	0,025	3	11	+, +, + 10. Turgor schwach
2	0,1	10	5	0,05	0,01	3	43	? 0; + 15; ∓ 15
3	0,02	10	5	0,01	0,002	5	84	0; +; —; — 10; — 20
4	0,01	10	5	0,005	0,001	3	128	Nach 8½ Std. 3 = 0 „ 24 „ —; 2 = ∓ 10
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	3	122	Nach 8½ Std. 3 = 0 „ 24 „ ∓; ±; + 60

Tabelle 27. KH_2PO_4.

In Vers. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—17½°.
— 1 u. 2 — — 50 „ — 24 „ — 16—19°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,0884	40	8	0,071	0,00221	3	24	3 — 0
	—	—	19	0,046	—	3	53	+ 10; + 10; + 15
	—	—	30	0,022	—	3	83	0; — 10; — 15
2	0,02205	21	6	0,0157	0,00105	3	63	+ 20; 2 = 0
	—	—	14	0,0073	—	3	97	2 = 0; 1 = { — / + 35
3	0,00736	40	8	0,00588	0,000184	3	102	1 = 0; 2 = + 20
	—	—	21	0,0035	—	3	149	2 = 0; 1 = + 15
	—	—	31	0,00165	—	3	166	3 = 0

Tabelle 28. Essigsaures Kalium.

In Vers. 1 ist die Dauer der vorl. Diff. 50 Std., die des Vers. 28 Std. Temp. 15—16°.
„ 2 — — 49 „ — 25 „ — 16—17½°.

1	0,03	31	8	0,0223	0,00097	7	20	6 = 0; 1 = +
	—	—	22	0,0087	—	7	83	7 = 0
2	0,009	31	8	0,0066	0,00029	7	89	4 = 0; 3 = +
	—	—	19	0,0034	—	7	115	2 = 0; −10; ∓30; −30; 2 = −40

Tabelle 29. NH_4Cl.

In Vers. 2 ist die Dauer der vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 23 Std. Temp. 19—20°.
— 4 — — 26 „ — 25 „ — 19—20°.
— 1, 3 u. 5 — — 24 „ — 21 „ — 14½—16°.

1	0,1	10	5	0,05	0,01	5	21	+ 10; + 15; + 20; 2 = + 40
2	0,04	40	12	0,028	0,001	3	107	+ 20; 2 = + 10
	—	—	22	0,018	—	3	113	3 = — 20
	—	—	31	0,009	—	3	106	3 = — 30
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	56	— 10; — 15; —; 2 = — 20
4	0,005	10	5	0,0025	0,0005	5	85	0; — 10; + 40; 2 = — 30
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	58	5 = 0

Tabelle 30. NH_4Br.

In Vers. 1 ist die Dauer der vorl. Diff. 21 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—17°.
— 2 u. 5 — — 26 „ — 25 „ — 19—20°.
— 3 u. 4 — — 23 „ — 24 „ — 14½—16°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,1	10	5	0,05	0,01	3	33	Nach 5 Std. 3 = 0 „ 24 „ + 10; + 20; + 35
2	0,05	10	5	0,025	0,005	5	58	2 = ? 0; ∓ 25; — 40; — 50
3	0,01	10	5	0,005	0,001	3	91	0; — 10; — 30
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	3	86	∓ 15; 2 = 0
5	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	4	101	2 = 0; ∓ 10; — 20

Tabelle 31. NH_4J.

In Vers. 2 ist die Dauer der vorl. Diff. 21 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—17°.
— 1 u. 4 — — 26 „ — 25 „ — 19—20°.
— 3 — — 23 „ — 24 „ — 14½—16°.

1	0,1	10	5	0,05	0,01	3	20	+; + 25; ∓ 50. Turgor schwach.
2	0,05	10	5	0,025	0,005	3	72	Nach 5 Std. 3 = 0 „ 24 „ — 15; — 30; — 40
3	0,01	10	5	0,005	0,001	3	101	1 = 0; 2 = ? 0
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	3	134	3 = 0

Tabelle 32. $(NH_4)_2SO_4$.

In Vers. 1, 3 u. 5 ist die Dauer der vorl. Diff. 21 Std., die d. Vers. 24 Std. Temp. 15—17°.
— 2 u. 4 — — 26 „ — 25 „ — 19—20°.

1	0,1	10	5	0,05	0,01	5	13	Nach 5½ Std. 5 = + „ 24 „ 3 = 0; + 10; + 15
2	0,04	10	5	0,02	0,004	5	24	— 20; + 20; + 30; + 35; + 40
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	95	Nach 5½ Std. 5 = 0 „ 24 „ —10; 2 = 0; 2 = —20
4	0,005	10	5	0,0025	0,0005	5	82	1 = 0; 4 = — 20
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	98	Nach 5½ Std. 5 = 0 „ 24 „ + 10; + 25; 3 = 0

Tabelle 33. NH_4NO_3.

In Vers. 1, 3 u. 5 ist die Dauer d. vorl. Diff. 22 Std., die d. Vers. 24 Std. Temp. 16—19½°.
— 2 u. 4 — — 30 „ — 24 „ — 19—20°.

1	0,1	10	5	0,05	0,01	5	32	Nach 6½ Std. 1 = 0; 4 = + „ 24 „ +10; +30; +50; 2 = +40
2	0,05	10	5	0,025	0,005	4	56	—20; +; 2 = —
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	97	Nach 7 Std. 5 = 0 „ 24 „ +; —; — 15; 2 = 0
4	0,002	10	5	0,001	0,0002	4	86	—; — 10; ∓40; ± 40
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	71	Nach 8 Std. 5 = 0 „ 24 „ —30; 0; ∓10; ∓40; ∓45

Tabelle 34. NH_4CNS.

In Vers. 1 2 u. 4 ist die Dauer der vorl. Diff. 21 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—17°.
— 3 u. 5 — — 26 „ — 25 „ — 19—20°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,1	10	5	0,05	0,01	5	31	Nach 6 Std. 2 = +; 3 = 0 „ 24 „ + 10; $\begin{cases}-\\+20\end{cases}$; $\begin{cases}-\\+25\end{cases}$; +15; +40
2	0,01	10	5	0,005	0,001	5	73	Nach 6 Std. 5 = 0 „ 24 „ +10; —15; —50; ∓25; $\substack{\mp\\+}$ 40
3	0,005	10	5	0,0025	0,0005	5	86	∓; 0; — 15; 2 = —
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	129	Nach 5½ Std. 5 = 0 „ 24 „ —10; ±20; ∓20; 2 = ∓10
5	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	5	128	4 = 0; 1 = +

Tabelle 35. Oxalsaures Ammonium.

In Vers. 1 u. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 21 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—17°.
— 2 u. 4 — — 26 „ — 25 „ — 19—20°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,01	10	5	0,005	0,001	5	29	Nach 7 Std. 4 = 0; 1 = + „ 24 „ 0; + 10; + 20; 2 = + 40
2	0,002	10	5	0,001	0,0002	5	100	3 = 0; ± 10; ± 20
3	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	100	Nach 6 Std. 5 = 0 „ 24 „ 0; + 20; $\substack{\mp\\+}$ 40; 2 = + 10
4	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	5	111	2 = 0; + 10; ± 15; ∓ 30

Tabelle 36. $MgCl_2$.

In Vers. 1 u. 4 ist die Dauer der vorl. Diff. 48 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—17½°.
— 2 u. 3 — — 47 „ — 24 „ — 15—19°.
— 5 u. 6 — — 49 „ — 24 „ — 16—19°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,1485	42	10	0,113	0,00354	3	60	1 = 0; 2 = +
	—	—	22	0,07	—	3	159	— 20; — 25; — 40
	—	—	32	0,035	—	3	142	— 30; — 40; — 50
2	0,099	42	12	0,07	0,00236	3	59	0; + 20; + 70
	—	—	23	0,0446	—	3	86	— 25; 2 = — 10
	—	—	33	0,0213	—	3	87	— 20; 2 = — 30
3	0,021	42	10	0,0158	0,0005	3	68	— 10; — 20; — 30
	—	—	20	0,0109	—	3	102	2 = — 15; 1 = $\begin{cases}+\\-40\end{cases}$
	—	—	32	0,0049	—	3	103	2 = — 10; 1 = — 20
4	0,004	41	11	0,0029	0,0001	3	125	1 = 0; 2 = — 20
	—	—	22	0,00187	—	3	123	0; — 10; — 20
	—	—	33	0,0008	—	3	129	0; 2 = — 20
5	0,00103	41	11	0,00074	0,000025	3	130	— 20; 2 = 0
	—	—	22	0,00047	—	3	112	0; — 10; — 15
	—	—	33	0,00019	—	3	120	— 20; 2 = — 30
	0,00045	20	7	0,00029	0,0000223	3	132	3 = 0
	—	—	15	0,00011	—	3	118	3 = 0

Tabelle 37. $MgSO_4$.

In Vers. 1 u. 8 ist d. Dauer d. vorl. Diff. 30 Std., die d. Vers. 24 Std. Temp. 19—20°.
„ 2, 3, 5 u. 7 — — 19 „ 31 „ — 20—21°.
„ 4 u. 6 — — 24 „ 21 „ — 14½—16°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate	
1	0,2	10	5	0,1	0,02	3	27	+ 60; + 70; + 85. Turgor schwach	
								Nach 4 7 10 31 Std.	
2	0,1	10	5	0,05	0,01	3	100	0 0 — — 40	Turgor schwach
							57	+ ± ± ±	
							138	— — — — 45	
3	0,05	10	5	0,025	0,005	3	112	— — — 15 — 40	
							68	— — — 30 — 45	
							102	— — — — 40	
4	0,01	10	5	0,005	0,001	5	72	? 0; — 20; — 25; 2 = — 30;	
								Nach 3½ 7 10 31 Std.	
5	0,005	10	5	0,0025	0,0005	3	206	0 — — — 40	
							166	0 — — — 30	
							209	0 — — — 20	
6	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	61	2 = 0; 3 = — 10	
								Nach 3½ 7 10 31 Std.	
7	0,0005	10	5	0,00025	0,00005	3	139	0 0 0 ∓ 15	
							139	0 0 0 + ± 20	
							276	0 0 0 — 20	
8	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	4	124	— 15; ∓ 10; 2 = 0	

Tabelle 38. $Mg(NO_3)_2$.

In Vers. 1 u. 4 ist die Dauer der vorl. Diff. 21 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—17°.
— 2 — — 30 „ — 24 „ — 19—20°.
— 3 — — 21 „ — 24 „ — 15—17°.

1	0,1	10	5	0,05	0,01	5	23	Nach 7 Std. 1 = 0; 4 = +
								„ 24 „ 2 = 30; 2 = + 25; 1 = + 70 Turgor schwach
2	0,02	10	5	0,001	0,002	5	46	— 20; — 30; — 40; — 50; — 60
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	76	Nach 7 Std. 5 = —
								„ 24 „ 2 = —45; 2 = —50; 1 = —70
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	90	Nach 7 Std. 5 = 0
								„ 24 „ 2 = 0; —; — 40; + 20

Tabelle 39. $CaCl_2$.

In Vers. 1 u. 6 ist die Dauer d. vorl. Diff. 50 Std., die d. Vers. 24 Std. Temp. $17^1/_2$—19°.
— 2 — — 48 „ — 23 „ — 19—20°.
— 3, 4 u. 5 — — 24 „ — 21 „ — $14^1/_2$—16°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,363	42	10	0,277	0,00864	3	23	+20; +25; +30. Turg. schwach
	—	—	22	0,173	—	3	72	0; — 10; $\begin{cases}+\\-30\end{cases}$
	—	—	32	0,086	—	3	132	2 = 0; 1 = — 20
2	0,28	42	11	0,207	0,0067	3	57	+ 10; 2 = 0
	—	—	21	0,14	—	3	133	0; — 10; $\begin{cases}+\\-35\end{cases}$
	—	—	31	0,073	—	3	133	— 20; 2 = — 25
3	0,1	10	5	0,05	0,01	5	41	— 20; — 30; 3 = — 40
4	0,01	10	5	0,005	0,001	5	66	— 50; 2 = — 20; 2 = — 30
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	4	68	— ; — 10; 2 = — 20
6	0,00073	37	8	0,00057	0,0000197	3	120	±; 0; — 15
	—	—	17	0,00039	—	3	125	2 = 0; 1 = ∓ 20
	—	—	28	0,000177	—	3	131	— 20; 2 = 0
7	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	4	81	4 = 0

Tabelle 40. $CaBr_2$.

In Vers. 1 u. 2 ist die Dauer der vorl. Diff. 26 Std., die d. Vers. 25 Std. Temp. 19—20°.
„ 4 u. 5 — — 23 „ — 24 „ — $14^1/_2$—16°.
„ 3 — — 21 „ — 24 „ — 15—17°.

1	0,15	10	5	0,075	0,015	3	49	+ 10; — 40; — 50
2	0,1	10	5	0,05	0,01	3	48	— 30; — 40; — 60
3	0,05	10	5	0,025	0,005	3	65	Nach 5 Std. 3 = 0 „ 24 „ — 30; — 40; — 50
4	0,01	10	5	0,005	0,001	3	85	40; 2 = — 30
5	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	3	87	0; 2 = — 20

Tabelle 41. $Ca(NO_3)_2$.

In Vers. 2 u. 4 ist die Dauer d. vorl. Diff. 24 Std., die d. Vers. 21 Std. Temp. $14^1/_2$—16°.
— 1, 3 u. 5 — — 21 „ — 24 „ — 15—17°.

1	0,5	10	5	0,25	0,05	3	0	Nach 5 Std. +; 0; 0 „ 24 „ 0; + 15; + 20. Plasmol.
2	0,1	10	5	0,05	0,01	5	52	— 10; — 20; — 25; — 30; — 50
3	0,01	10	5	0,005	0,001	5	83	Nach $5^1/_2$ Std. 5 = — N. 24 Std. —50; 2 =—30; 2 =—40
4	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	69	— 10; — 40; 3 = — 20
5	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	5	92	Nach $5^1/_2$ Std. 5 = 0 N. 24 Std. 0; —20; —60; ∓30; ∓40

Tabelle 42. Essigsaures Kalzium.

In Vers. 3 u. 4 ist die Dauer der vorl. Diff. 30 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 19—20°.
„ 1 — — 49 „ — 25 „ — 16—17½°.
„ 2 — — 21 „ — 24 „ — 15—17°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,01	31	9	0,0071	0,000323	7	48	5 = 0; 2 = +
	—	—	18	0,0042	—	7	89	2 = — 10; 3 = —40; ∓ 50; ∓ 20
2	0,005	10	5	0,0025	0,0005	5	42	Nach 6 Std. 5 = 0 „ 24 „ 0; — 15; 3 = — 40
3	0,001	10	5	0,0005	0,0001	4	86	— 40; — 30; + 40; ∓ 30
4	0,0001	10	5	0,00005	0,00001	4	119	2 = 0; — 10; ± 40

Tabelle 43. $SrCl_2$.

In Vers. 3, 4 u. 5 ist die Dauer der vorl. Diff. 22 Std., die des Vers. 27 Std. Temp. 16—19°.
— 1 — — 26 „ — 25 „ — 19—20°.
— 2 — — 30 „ — 24 „ — 19—20°.

1	0,15	10	5	0,075	0,015	3	15	—; — 10; — 30	
2	0,1	10	5	0,05	0,01	3	18	3 = —	
								Nach 6 Std.	Nach 27 Std.
3	0,05	10	5	0,025	0,005	3	25	3 = 0	0; — 20; — 30
4	0,01	10	5	0,005	0,001	3	45	3 = 0	— 15; — 20; — 40
5	0,001	10	5	0,0005	0,0001	3	82	3 = 0	3 = — 20

Tabelle 44. $BaCl_2$.

In Vers. 1 u. 3 ist die Dauer der vorl. Diff. 28 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 19—21°.
— 2 — — 31 „ — 22 „ — 20—22°.
— 4 — — 48 „ — 23 „ — 19—20°.

1	0,03	30	10	0,02	0,001	3	12	0; + 10; + 20
	—	—	20	0,01	—	3	29	2 = 0; 1 = +
2	0,021	30	8	0,0154	0,0007	3	55	—, — 10; — 40
	—	—	19	0,0077	—	3	98	0; —; — 10
3	0,009	30	9	0,0063	0,0003	3	36	— 10; 2 = — 20
	—	—	19	0,0033	—	3	66	—; 2 = — 10
4	0,003	30	10	0,002	0,0001	3	75	3 = 0
	—	—	20	0,001	—	3	122	3 = 0

Tabelle 45. Versuche mit *Helianthus annuus.*

In Vers.	1 u. 3	ist die Dauer der vorl. Diff.	47 Std.,	die des Vers.	24 Std.	Temp.	15—16°.
—	2 u. 4	— —	45 ,,	—	24 ,,	—	16—18°.
—	5, 17, 18 u. 19	— —	22 ,,	—	29 ,,	—	20½—22°.
—	6, 8, 10, 13 u. 15	— —	24 ,,	—	24 ,,	—	19—20°.
—	7, 9, 11, 12 u. 16	— —	27 ,,	—	22 ,,	—	17½—21°.
—	14	— —	50 ,,	—	24 ,,	—	17½—19°.

Nr. des Versuchs	Diffund. Stoff; Ausgangskonzentr. desselben	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrations-gefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,00084	40	10	0,00062	0,000021	3	0	3 = 0. Plasmolysiert
	H_2SO_4	—	21	0,00039	—	3	0	3 = 0. ,,
		—	32	0,00016	—	3	64	3 = 0
2	0,0001	38	10	0,000077	0,0000027	5	55	2 = ?; 3 = 0
	H_2SO_4	—	21	0,000046	—	5	69	2 = ?; 3 = 0
3	0,0102	20	7	0,0065	0,00051	3	45	+ 20; 2 = + 30
	Na OH	—	14	0,003	—	3	40	— 70; ± 40; ± 65
4	0,0051	43	9	0,00405	0,000118	3	22	— 10; + 15; + 30
	Na OH	—	22	0,00246	—	3	70	0; — 10; + 20
		—	32	0,00129	—	3	101	3 = 0
								Nach 6 Std. — Nach 29 Std.
5	0,1	30	10	0,066	0,0033	4	246	4 = 0 — 2 = 0; ? ±; + 10
	KCl	—	20	0,033	—	4	284	4 = 0 — 3 = 0; — 10
6	0,1 KCl	10	5	0,05	0,01	4	31	4 = 0
7	0,01 KCl	10	5	0,005	0,001	4	170	2 = 0; ? ±; ∓ 20
8	0,1 NH_4Br	20	8	0,06	0,005	4	62	+; + 25; 2 = + 10.
9	0,05 NH_4Br	10	5	0,025	0,005	4	61	2 = 0; 2 = + 10
10	0,01 NH_4Br	10	5	0,005	0,001	4	57	0; — 40; ∓ 20; ∓ 20
11	0,0033 NH_4Br	20	6	0,00234	0,000167	4	121	3 = 0; 1 = + 15
12	0,2 $CaCl_2$	10	5	0,1	0,02	4	66	0; — 30; + 10; + 30
13	0,1 $CaCl_2$	16	5	0,05	0,01	4	77	+ 20; 3 = 0
14	0,0727	37	9	0,055	0,00197	2	100	2 = 0
	$CaCl_2$	—	20	0,0334	—	2	88	2 = 0
		—	28	0,0177	—	2	118	2 = 0

Fortsetzung der Tabelle 45.

Nr. des Versuchs	Diffund. Stoff; Ausgangskonzentr. desselben	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. b. z. Vorderfl. d. Wurzel	Konzentr. an der Vorderflanke der Wurzel	Konzentrations-gefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
15	0,015 $MgCl_2$	10	5	0,0075	0,0015	4	26	+ 45; + 55; 2 = + 10 } Turgor schwach
16	0,0125 $MgCl_2$	10	5	0,00625	0,00125	4	33	+ 20; 3 = + 10 } Turgor schwach
17	0,01 $MgCl_2$	10	5	0,005	0,001	3	270	Nach 6 Std. 3 = 0 „ 29 „ 0; — 10; — 15
18	0,005 $MgCl_2$	10	5	0,0025	0,0005	4	241	4 = 0
19	0,0025 $MgCl_2$	10	5	0,00125	0,00025	4	250	4 = 0

Auf Grund der 45 angeführten Tabellen komme ich zu den folgenden Schlüssen.

Zunächst wird von den mit *Lupinus*-Wurzeln erzielten Resultaten die Rede sein.

Die *Lupinus*-Wurzeln, dem Diffusionsstrome der sämtlichen untersuchten Stoffe ausgesetzt, bleiben in der Regel nicht indifferent, sondern reagieren mit Krümmungen.

Das Verhältnis zwischen der Reizwirkung des Stromes und der Reaktion der Wurzeln läßt sich folgendermaßen darstellen.

Der krümmende Effekt des Stromes läßt sich nicht bei beliebigen Konzentrationen beobachten, sondern nur innerhalb bestimmter, für verschiedene Stoffe verschiedener Konzentrationsgrenzen. Ober- und unterhalb derselben bleiben die Wurzeln gerade. Innerhalb derselben variiert nun die Krümmungsreaktion 1. in der Intensität, 2. in der Form und 3. in der Richtung.

Sehen wir uns nun alle diese 3 Schwankungen etwas näher an.

Intensität der Krümmung. Die Ablenkungswinkel schwanken zwischen 0 und 90°. Dies war auch vorauszusehen, insofern die in den Agarblock gesteckten Wurzeln sich unter dem Reizeinfluß zweier Kräfte — Diffusionsstrom und Schwere — befinden. Die erstere wirkt bei unserer Versuchsanstellung auf die Wurzeln in horizontaler Richtung ein, d. h. im rechten Winkel zur Längsachse der Wurzeln; die letztere Kraft dagegen wirkt in lotrechter Richtung, d. h. in der Richtung der Längsachse der Wurzeln. Je

nach der relativen Größe beider Kräfte nimmt die Wurzel eine gewisse zwischen 0 und 90° liegende Gleichgewichtslage an. Da aber die geotropische Stimmung der Wurzeln überall im Agarblock konstant bleibt, so ist offenbar die Intensität der Krümmung nur von der Intensität des Diffusionsreizes abhängig.

Der letztere, soweit sich zurzeit urteilen läßt, hängt wiederum ab: 1. von der Natur des diffundierenden Stoffes, 2. von der auf die Wurzel einwirkenden Konzentration, 3. von der Dicke des Agarblocks (also vom Konzentrationsgefälle) und 4. von der Einwirkungsdauer des Diffusionsstromes. Ob und wie diese Abhängigkeit genau zu formulieren ist, läßt sich einstweilen nicht sagen. Gegenwärtig darf man nur soviel behaupten, daß die im Diffusionsstrome einer gegebenen Substanz befindlichen Wurzeln sich um so stärker krümmen[1]), je höher[2]) die reizende Konzentration, je dünner[2]) der Agarblock und je länger[2]) die Einwirkungsdauer des Stromes ist.

Form der Krümmung. Die *Lupinus*-Wurzeln, welche sich sowohl in gleicher Richtung als auch gleich stark gekrümmt haben, können sich noch durch die Form ihrer Krümmungen voneinander unterscheiden. Als Form der Krümmung bezeichne ich die Lokalisation derselben und das Aussehen der Biegungslinie. In dieser Hinsicht kommen zwei Extreme zum Vorschein. Einerseits sieht man Krümmungen, welche fast auf die Wurzelspitzen lokalisiert und scharf eckig sind. Andererseits begegnet man den Krümmungen, welche in höheren Zonen der Wurzeln beginnen und bogenartig sind. Zwischen diesen Extremen liegen verschiedene Übergänge.

Die Unterschiede in der Lokalisation[3]) der Krümmungen lassen sich unschwer mit der Wachstumsgeschwindigkeit der betr. Wurzeln in Zusammenhang bringen. Wie aus den obigen Tabellen ersichtlich, ist die Wachstumsschnelligkeit[4]) der Wurzeln in verschiedenen

---

1) Ich meine die Krümmungen der einen (+ oder —) Richtung.

2) Allerdings innerhalb bestimmter Grenzen.

3) Die Unterschiede im Aussehen der Biegungslinie dürften möglicherweise analog erklärt werden.

4) Dieselbe scheint von der Natur der diffundierenden Substanz abzuhängen, sowie davon, wie hoch die auf die Wurzeln einwirkende Konzentration ist und wie lange diese Einwirkung dauert.

Außer den Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit der sich krümmenden Wurzeln beobachtet man häufig auch Schwankungen ihrer Turgeszenz. Dabei kommen wieder zwei Extreme vor, und zwar einerseits sind die Wurzeln des Turgors völlig beraubt, andererseits aber zeigen sie eine bis zur Straffheit erhöhte Turgeszenz.

Es kommen gleichfalls Unterschiede in dem Aussehen der gekrümmten Wurzeln zur

Versuchen bei weitem nicht gleich. Wachsen die Wurzeln sehr langsam[1]), so müssen auch Krümmungen unweit von der Spitze stehen bleiben. Wachsen aber die Wurzeln in einem normalen[1]) Tempo, so wird die Biegungsstelle allmählich durch diejenigen Wurzelzonen nach oben verschoben, welche in die Gleichgewichtslage geraten sind und hier so weiter wachsen.

Richtung der Krümmung. Berücksichtigt man die Gesamtheit der Versuche, so ist das Bild, welches die Wurzeln in dieser Hinsicht darbieten, ziemlich kompliziert. Nur bei wenigen Versuchen reagieren die sämtlichen Wurzeln übereinstimmend, d. h. mit Krümmungen in gleicher Richtung. Viel häufiger krümmt sich die Mehrzahl der in einer Reihe befindlichen, also gleich stark gereizten Wurzeln nach einer Richtung, die Minderzahl dagegen nach einer anderen oder nach verschiedenen Richtungen. Übrigens sind auch solche Versuche nicht selten, bei denen keine der Richtungen dominiert.

Will man bei dieser Sachlage zu irgend welchen allgemeinen Schlüssen betreffs der Krümmungsrichtung der im Diffusionsstrom verschiedener Stoffe befindlichen Wurzeln gelangen, so muß man sich auf das Verhalten nicht sämtlicher Wurzeln, sondern der Mehrzahl derselben stützen.

Unter dieser Beschränkung, die übrigens auch bei sonstigen empirischen Verallgemeinerungen üblich ist, darf man mit gewissem Recht 2 Sätze aufstellen.

1. Wirken auf die Wurzeln Konzentrationen, welche mehr oder weniger wachstumshemmend sind, so krümmen sich die Wurzeln positiv. Der Effekt wird fast bei sämtlichen untersuchten Stoffen beobachtet, mögen sie Elektrolyte oder Nichtelektrolyte sein.

2. Wirken aber mäßigere Konzentrationen auf die Wurzeln ein, so tritt ein Unterschied zwischen Elektrolyten und Nichtelektrolyten zutage.

Im Diffusionsstrome der Nichtelektrolyten verhalten sich die Wurzeln im allgemeinen unbestimmt. Es kann hier von einer dominierenden Krümmungsrichtung nicht gut die Rede sein. Denn die Krümmungsrichtung ist verschiedenartig sowohl bei fast jedem

---

Beobachtung. Meistens sehen die Wurzeln vollkommen normal aus, bisweilen aber sind sie keilartig zugespitzt und dunkel gefärbt.

1) Es ist hierbei die Geschwindigkeit nur während der Ausführung der Krümmung gemeint.

einzelnen Versuche als auch bei verschiedenen untereinander vergleichbaren Versuchen. Zuweilen beobachtet man hier gerade gebliebene oder $\pm$ gekrümmte Wurzeln. Häufiger aber bleibt ein Teil der Wurzeln je einer Reihe gerade, ein anderer dagegen krümmt sich nach verschiedenen $\left(+,\ -,\ {}^{+},\ \genfrac{}{}{0pt}{}{+}{\pm},\ \genfrac{}{}{0pt}{}{=}{+}\right)$ Richtungen hin.

Einfacher stellen sich die Verhältnisse im Falle der Elektrolyten dar.

Von wenigen Ausnahmen abgesehen, beobachtet man hier stets eine dominierende Krümmungsrichtung, und zwar bei Anwendung von Säuren, Alkalien, Na_2CO_3[1]) und K_2CO_3[1]) eine positive, bei Anwendung von neutralen Salzen dagegen eine negative.

Es sei nun auf die Unterschiede in der krümmenden Wirkung der einzelnen Elektrolyten hingewiesen.

Gute positive Krümmungen wurden hauptsächlich bei alkalischen Lösungen beobachtet. Die Säuren rufen seltener positive Krümmungen hervor, wobei auch der Ablenkungswinkel schwach ist. In Anbetracht dessen, daß im Diffusionsstrome beliebiger saurer und alkalischer Lösungen positive Krümmungen beobachtet werden, kommt die reizende Wirkung allem Anschein nach den $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen zu.

Was nun die negativen Krümmungen anbelangt, so scheint die Stärke derselben von der Natur des Kation abzuhängen.

Salze mit zweiwertigen Kationen, wie Ca, Mg oder Sr[2]) rufen, unabhängig von der Natur des Anion, stets ausgezeichnete negative Krümmungen hervor. Diese werden in sehr breiten Konzentrationsgrenzen und an fast allen Wurzeln je einer Reihe beobachtet. Besonders schöne Krümmungen sah ich durch $MgCl_2$ hervorgerufen.

Salze mit einwertigen Kationen, wie Li, K, Na oder NH_4, rufen weniger prägnante negative Krümmungen hervor. So sind hier die Krümmungen schwächer, erstrecken sich auf einen kleineren Prozentsatz der Wurzeln je einer Reihe und lassen sich überhaupt im engeren Spielraume der Konzentrationen beobachten. Auch hier scheint die Natur des Anion ohne Belang zu sein.

---

1) Die Lösungen dieser Salze sind bekanntlich hydrolysiert und besitzen demnach eine alkalische Reaktion.

2) $BaCl_2$ reizte bedeutend schwächer, was übrigens seinen Grund darin haben dürfte, daß ich infolge der giftigen Eigenschaften von $BaCl_2$ relativ schwache Konzentrationen anwenden mußte.

Diese aufgestellten Regeln besitzen aber nur eine relative Bedeutung, weil sie auf dem Verhalten der Mehrzahl der Wurzeln allein basieren.

Es tritt an uns nun die Frage heran: Wie ist denn das abweichende Verhalten der Minderzahl der Wurzeln zu verstehen?

Hier treten uns zahlreiche und verschiedenartige Ausnahmen der eben aufgestellten Regeln entgegen.

Erstens stellt sich das Verhalten der Mehrzahl der Wurzeln zuweilen anormal dar. So wächst z. B. die Mehrzahl gerade weiter oder krümmt sich in der $\underline{+}$ Richtung, obschon sowohl bei höheren als bei niedrigeren Konzentrationen gute und bei gegebenem Stoffe normal gerichtete Krümmungen beobachtet werden. Verhältnismäßig seltener krümmt sich die Mehrzahl der Wurzeln einer Reihe nach der Richtung, welche der normalen geradezu entgegengesetzt ist. So kommen z. B. bei Versuchen mit Säuren und Alkalien negative Krümmungen vor. Auch treten bei Versuchen mit neutralen Salzen, und zwar bei mäßigen Konzentrationen, positive Krümmungen ein. Oder es kommt endlich bei Nichtelektrolyten eine dominierende Krümmungsrichtung zum Vorschein.

Zweitens erscheint die zu erwartende Mehrzahl bisweilen nicht, und die Wurzeln krümmen sich dann nach verschiedenen Richtungen.

Drittens weichen einige Wurzeln von der üblichen Schablone ab, selbst in den günstigsten Fällen, wenn eine sichere Mehrzahl vorhanden ist, und sie wachsen entweder gerade weiter, oder krümmen sich nach irgend einer ungewöhnlichen Richtung.

Viertens ist die Krümmungsrichtung an und für sich oft ungewöhnlich, ganz gleich, ob sie zur dominierenden wird oder nicht. Wie sind z. B. die Krümmungen der intermediären, zwischen $+$ und — liegenden Richtung, also die $\overset{=}{+}$, $\underline{+}$, $\overset{+}{\underline{+}}$ Krümmungen aufzufassen? Oder wie sind solche zusammengesetzte Krümmungen zu deuten, wie es $\left\{\begin{matrix}+\\ -\end{matrix}\right.$, $\left\{\begin{matrix}-\\ +\end{matrix}\right.$, $\left\{\begin{matrix}+\\ +\end{matrix}\right.$, $\left\{\begin{matrix}=\\ +\\ +\end{matrix}\right.$ usw. sind?

Bei der geschilderten Sachlage läßt sich über das Verhalten der *Lupinus*-Wurzeln im großen und ganzen nichts Endgültiges sagen. Die bisher mitgeteilten Versuche reichen offenbar dazu nicht aus. Es mußten noch spezielle Versuche herangezogen werden. Über dieselben soll erst im folgenden Kapitel berichtet werden.

Hier bleibt noch übrig, das Verhalten der *Helianthus*-Wurzeln im Diffusionsstrome kurz zu schildern.

Wie aus Tabelle 45 ersichtlich, wurden positive Krümmungen bei den wachstumshemmenden Konzentrationen einiger Stoffe beobachtet. In dieser Hinsicht stimmt also das Verhalten der *Helianthus*-Wurzeln mit dem der *Lupinus*-Wurzeln überein. Sonst machen sich manche Differenzen bemerkbar. Ausgesprochene negative Krümmungen wurden z. B. nur mit NH_4Br und $MgCl_2$ beobachtet. Freilich kommen mitunter $\pm$ Krümmungen vor, zumeist aber wachsen die Wurzeln ungestört gerade weiter.

Da im Falle der *Helianthus*-Wurzeln die Zahl der untersuchten Stoffe relativ gering ist, wäre es voreilig, irgend welche allgemeine Schlüsse über die genannte Pflanze zu folgern. Die Gründe, weshalb die *Helianthus*-Wurzeln im engeren Maßstabe untersucht worden sind, werden erst am Schluß des folgenden Kapitels angegeben.

Über die Natur der im Diffusionsstrome an *Lupinus*-Wurzeln auftretenden Krümmungen.

Es wurde oben die Ansicht ausgesprochen, daß die Krümmungen der *Lupinus*-Wurzeln im Diffusionsstrome Wachstumskrümmungen seien.

Dafür sprechen folgende Gründe.

Zunächst geht aus den Messungen der Wurzellänge vor und nach dem Versuch hervor, daß die wachsenden Wurzeln allein krümmungsfähig sind.

Sodann wurde mitunter konstatiert, daß die gekrümmten Wurzeln gewachsen, aber plasmolysiert waren. Derartige Wurzeln, selbst aus dem Agarblock herausgenommen[1]), bleiben dennoch gekrümmt. Offenbar liegen hier Krümmungen vor, welche durch Wachstum fixiert worden sind. Demnach darf man sie auch nicht als Variationskrümmungen betrachten.

Bemerkenswert sind endlich Versuche, bei denen die im Agarblock befindlichen Wurzeln gerade geblieben und nicht gewachsen sind, trotzdem aber eine normale Turgeszenz aufweisen. Derartige Wurzeln verfügen also über Mittel, Variationskrümmungen auszuführen; trotzdem bleiben sie gerade. Offenbar handelt es sich beim Krummwerden nicht um den Turgor, sondern ums Wachstum. In der Tat sieht man bei denjenigen niedrigeren Konzentrationen

1) Solange sich die Wurzeln im Agarblock befinden, können die Krümmungen natürlich nicht passiv ausgeglichen werden.

des nämlichen Stoffes, welche den Wurzeln das Wachstum bereits gestatten, auch Krümmungen eintreten.

Aus all dem Gesagten geht hervor, daß die im Diffusionsstrome eintretenden Krümmungen der *Lupinus*-Wurzeln durch ungleichmäßiges Wachstum der opponierten Flanken zustande kommen. So wächst im Falle der positiven Krümmung die hintere Flanke der Wurzel relativ schneller als die vordere. Bei negativen Krümmungen hat die Wachstumsschnelligkeit eine umgekehrte Verteilung. Bei intermediären Krümmungen aber liegt ein ungleichmäßiges Wachstum der Seitenflanken der Wurzel vor. Oben haben wir aber gesehen, daß die *Lupinus*-Wurzeln imstande sind, sich im Diffusionsstrome nach den verschiedensten Richtungen hin zu krümmen. Der Diffusionsstrom kann somit eine ungleichmäßige Wachstumsverteilung auf einem beliebigen Paar der opponierten Wurzelflanken hervorrufen.

Es fragt sich nun, wovon dies abhängt. Die Richtung des Diffusionsstromes ist ja überall die gleiche. Sie fällt mit der Fläche der + und — Krümmung zusammen. Augenscheinlich darf man nur diese Krümmungen ohne weiteres als orientierend ansehen. Wie sind dann die intermediären Krümmungen zu verstehen?

Auf den ersten Blick könnten sie als zufällig, also als durch irgendwelche Fehler der Versuchsanstellung verursacht angesehen werden. Solche Vermutung ist jedoch nicht stichhaltig. Meine Versuchsanstellung war stets die gleiche. Der postulierte Einfluß der methodischen Fehler sollte ebenfalls stets zur Geltung kommen. Dennoch krümmten sich Wurzeln in den Versuchen mit Mg- oder Ca-Salzen in einer oft absolut übereinstimmenden Weise.

Man könnte ferner eine andere Vermutung in Erwägung ziehen. Oben habe ich hervorgehoben, daß etwa 25% der in den reinen Agar gepflanzten Wurzeln nutieren. Nehmen wir nun an, das Nutationsbestreben erhalte sich auch dann, wenn die Wurzeln sich in einem von dem Diffusionsstrom durchsetzten Agarblock befinden. Je nach dem, ob und in welchem Grade sich das genannte Bestreben hier erhalten würde, dürfte ein größerer oder kleinerer Prozentsatz der unbestimmten Krümmungen im Sinne der autonomen Nutationen gedeutet werden. Leider wissen wir zurzeit nicht, wie die Verhältnisse tatsächlich liegen. Mit gleichem Recht darf man ja annehmen, daß das Nutationsbestreben unter dem Einfluß des Diffusionsreizes vollständig unterdrückt wäre. Somit kann die postulierte Vermutung zurzeit weder bestätigt noch widerlegt werden. Sie ist daher auch nicht in Betracht zu ziehen.

Wenig wahrscheinlich ist schließlich auch die folgende Vermutung. Als oben die eventuellen Nachteile des Agar besprochen wurden, habe ich betont, daß die geotropische Stimmung der *Lupinus*-Wurzeln trotz ihres Befindens in diesem Medium nicht merklich beeinflußt wird. Nun könnte man aber vermuten, es fände eine derartige Beeinflussung in einem vom Diffusionsstrom durchsetzten Agarblock statt. Dann wären auch die in Rede stehenden unbestimmten Krümmungen als geotropisch anzusehen. Dennoch ist auch diese Vermutung wenig wahrscheinlich. Die + und — Krümmungen erreichen 90° fast niemals, wenngleich der Diffusionsstrom auch unter dem Rechtwinkel auf die Wurzeln einwirkt. Der Krümmungswinkel fällt immer um so ansehnlicher aus, je stärker die Reizwirkung des Stromes ist. Außerdem weisen die einmal im Diffusionsstrome unter einem gewissen Winkel gekrümmten Wurzeln nicht selten an ihren Spitzen noch eine zweite lotrecht nach unten gerichtete Krümmung auf. Derartige Krümmungen lassen sich auch an den Wurzeln beobachten, die in der + Richtung reagiert haben. Nach alledem ist sehr wahrscheinlich, daß die geotropische Stimmung der *Lupinus*-Wurzeln sich auch im Diffusionsstrome unveränderlich erhält.

Sämtliche eben besprochene Vermutungen erwiesen sich also als wenig geeignet, das Wesen der intermediären Krümmungen zu erklären. Bei solcher Sachlage blieb nur die Annahme übrig, daß sämtliche im Diffusionsstrome vorkommende Krümmungen, mag ihre Richtung sein wie sie will, Reaktionen gerade auf den Diffusionsreiz sind. Des weiteren versuche ich nun diese Annahme einer experimentellen Prüfung zu unterziehen. Zu diesem Zwecke wurden 4 Versuchsreihen angestellt, und zwar: 1. Versuche mit geköpften Wurzeln; 2. Versuche über Nachwirkung des Diffusionsreizes; 3. Versuche über die Reiz- und Unterschiedsschwelle bei den Wurzeln, die sich im Diffusionsstrome von $MgCl_2$ befinden; 4. Versuche über den Einfluß der Experimentdauer auf die dabei zu erzielenden Resultate.

Gehen wir jetzt zur Mitteilung all dieser Versuche über.

Versuche mit geköpften Wurzeln.

Diesbezügliche Versuche sind in Tabelle 46 zusammengefaßt. Die Versuchsanstellung wich von der üblichen nur insofern ab, daß in je einer Reihe der in den Agarblock gepflanzten Wurzeln

nur etwa 1—2 der Kontrolle wegen intakt waren, die übrigen dagegen dekapitiert wurden. Die Dekapitation erstreckte sich auf die in der Tabelle angegebene Zahl der Millimeter. In dieser Versuchsreihe wurden folgende Stoffe angewandt: $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaOH$, Na_2CO_3, Na_2SO_4 und Chloralhydrat.

Tabelle 46.

In Vers.	1 u. 5	ist die Dauer d. vorl. Diff.	26 Std.,	die d. Vers.	27 Std.	Temp.	22—24°.
—	2 u. 3	— —	24 „	—	24	—	24—28°.
—	7 u. 8	— —	23 „	—	22	—	15—17½°.
—	4	— —	22 „	—	24	—	24—27°.
—	6	— —	29 „	—	24	—	21—22½°.

Nr. des Versuchs	Diffund. Stoff; Ausgangskonzentr. desselben	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Blocks	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Länge der Wurzel vor dem Versuch	Länge der Wurzel nach dem Versuch	Wieviel mm abgeschnitt. wurde	Resultate
1	0,2 $CaCl_2$	10	5	0,1	0,02	21	35	0	— 20
						28	49	0	— 40
						27	30	1	0
						30	35	1	+
						27	34	1	+ 45
2	0,2 $CaCl_2$	28	9	0,136	0,00714	32	51	0	— 30
						33	53	0	— 45
						26	30	1,5	0
						35	42	1,5	—
						35	37	1,5	0
		—	17	0,079	—	41	58	0	— 45
						34	54	0	— 60
						37	45	1,5	0
						36	48	1,5	0
						34	43	1,5	0
3	0,1 $MgCl_2$	30	9	0,07	0,00333	38	51	0	— 10
						26	43	0	— 45
						40	45	1,5	—
						40	43	1,5	0
						27	27	1,5	0
		—	18	0,04	—	40	61	0	— 50
						40	57	0	— 60
						40	51	1,5	0
						36	37	1,5	0
						29	38	1,5	0
4	0,04 $(NH_4)_2SO_4$	10	5	0,02	0,004	26	32	0	+ 70
						33	44	0	+ 40

Nr. des Versuchs	Diffund. Stoff; Ausgangskonzentr. desselben	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Länge der Wurzel vor dem Versuch	Länge der Wurzel nach dem Versuch	Wieviel mm abgeschnitt. wurde	Resultate
4	0,04 $(NH_4)_2SO_4$	10	5	0,02	0,004	36	39	1	+ 25
						34	36	1	+ 30
						37	40	1	+ 20
5	0,01 Chloralhydrat	10	5	0,005	0,001	26	40	0	+ 10
						25	41	0	{ — + 20
						30	43	1	+ 20
						34	50	1	+ 20
6	0,03 Na_2CO_3	30	10	0,02	0,001	34	43	0	+ 45
						30	36	1	+ 10
						26	32	1	+
						24	28	2	0
						31	35	2	0
		—	20	0,01	—	37	47	0	+ ± 50
						34	51	1	+ 50
						32	43	1	+ ·
						32	37	2	— 10
						31	35	2	0
7	0,01 Na_2CO_3	30	10	0,0066	0,000333	33	45	0	+ 40
						35	45	0	+ 70
						41	56	1	+ 30
						38	51	1	+ ± 45
						35	42	1	+ 30
		—	20	0,0033	—	40	53	0	+ 45
						39	52	0	+ 60
						42	60	1	+ ± 20
						43	65	1	+ 20
						42	61	1	+ ± 20
8	0,1 NaOH	30	10	0,0066	0,000333	43	51	0	+ 60
						38	48	0	+ 70
						28	42	1	+ 10
						37	47	1	+ 20
						33	43	1	+ 30
		—	20	0,0033	—	40	59	0	0
						36	48	0	+ ± 60
						30	51	1	{ + 20 + ± 20
						42	63	1	0
						37	50	1	± 40

Auf Grund der in Tabelle 46 mitgeteilten Versuche lassen sich folgende Schlüsse ziehen.

Versuche Nr. 2 und 3 weisen darauf hin, daß ohne Wurzelspitze negative Krümmungen nicht zustande kommen.

Versuche Nr. 4—8 lehren, daß positive Krümmungen auch an den um 1 mm dekapitierten Wurzeln vorkommen. Da die Versuche Nr. 4 und 5 einerseits und Nr. 6—8 andererseits identische Resultate ergaben, so sind die in beiden Fällen, d. h. unter dem Einfluß sowohl der hohen Konzentrationen als auch der OH′-Ionen, vorkommenden positiven Krümmungen von gleicher Natur.

Besonders lehrreich ist der Versuch Nr. 1. Er zeigt, daß, indem intakte Wurzeln sich unter dem Einfluß von $CaCl_2$ negativ krümmen, die um 1 mm dekapitierten schon positive Krümmungen aufweisen.

Zwar ist die Zahl meiner mit geköpften Wurzeln angestellten Versuche gering. Ich habe mich aber auf dieselbe deshalb beschränkt, weil die dadurch gelieferten Resultate mit denen der betr. Versuche von Sammet, Lilienfeld und Cholodnyi recht gut übereinstimmen.

Sammet und Lilienfeld beobachteten positive Krümmungen auch an den dekapitierten Wurzeln. Cholodnyi ist der Meinung, daß positive Krümmungen an den Wurzeln auftreten, wenn ihre Wachstumsregion allein gereizt wird. Insofern es sich also um die positiven Krümmungen handelt, sind wir alle darüber einig, daß solche Krümmungen auch ohne Wurzelspitze zustande kommen können.

Was nun negative Krümmungen anbelangt, so bestätigen meine Versuche mit Dekapitation diejenigen Experimente Cholodnyis, worin die Wurzelspitze allein gereizt wurde. Für das Zustandekommen der negativen Krümmungen ist daher notwendig, daß die Wurzelspitze vorhanden ist[1]).

---

1) Zwar fand Lilienfeld, daß unter dem Einfluß des Diffusionsstromes von NaCl auch die um 1—2 mm dekapitierten Wurzeln sich negativ krümmten. Allein es wird dabei nicht mitgeteilt, ob eingetretene Krümmungen normal stark oder schwächer ausgefallen sind. Im letzteren Fall wäre es denkbar, daß das Perzeptionsvermögen sich nicht streng auf die Spitze beschränkt, sondern auch z. T. in der Wachstumszone lokalisiert ist. Von diesem Standpunkt aus dürften vereinzelte negative Krümmungen der dekapitierten Wurzeln in meinen Versuchen eine ungezwungene Erklärung finden.

Versuche über die Nachwirkung des Diffusionsreizes.

An die Anstellung der fraglichen Versuche bin ich erst vor kurzem herangetreten. Zurzeit verfüge ich nur über 4 derartige Versuche. Dieselben sind in Tabelle 47 zusammengefaßt.

Durch diese Versuche war ich bestrebt, zwei Fragen zu lösen. Und zwar, ob sich der Aufenthalt der Wurzeln im Diffusionsstrome durch irgend welche Nachwirkungen kundgibt? Und ferner, ob unter Anwendung sowohl positive wie negative Krümmungen hervorrufender Stoffe eventuelle Nachwirkungen mit gleicher Prägnanz eintreten?

Die Versuche wurden in üblicher Weise angestellt. Aus jeder Reihe befand sich ein Teil der Wurzeln im Agarblock bis zu Ende des Versuches, um die krümmende Wirkung des Stromes zu kontrollieren. Die übrigen Wurzeln wurden dagegen nach Verlauf des in Tabelle angegebenen Zeitraumes[1]) in reinen Agar[2]) übertragen. Mit den übertragenen Wurzeln verfuhr ich weiterhin auf zweierlei Weise.

In den Versuchen Nr. 1 und 2 ließ ich das Gefäß mit diesen Wurzeln auf dem Klinostat um die horizontale Achse rotieren. Die Dauer der Rotation ist in Tabelle angegeben, die Dauer einer Drehung betrug 2 Minuten.

In den Versuchen Nr. 3 und 4 blieb das Gefäß mit den in reinen Agar übertragenen Wurzeln ruhig in normaler Lage.

Um die Krümmungsrichtung der übertragenen Wurzeln in Beziehung zur Richtung des Diffusionsstromes bringen zu können, bezeichnete ich mit Tinte vor dem Übertragen der Wurzeln ihre Vorderflanke.

Wie aus der umstehend angeführten Tabelle 47 folgt, treten die positiven Krümmungen als Nachwirkung nicht ein, wohl aber die negativen, obzwar nur nach dem Eliminieren des Schwerereizes.

Bemerkenswert ist der Versuch Nr. 2. Er zeigt, daß eine **S**-förmige $\left\{\begin{matrix}-\\+\end{matrix}\right.$ Krümmung nicht auf einmal entsteht. In der Tat tritt zunächst eine negative Krümmung ein und erst später geht sie z. T. in eine positive über.

Ich messe den in diesem Abschnitt mitgeteilten Resultaten einen definitiven Wert nicht bei. Ich sehe sie einstweilen lediglich als vorläufig an.

---

1) Derselbe war selbstverständlich kürzer als die betr. Reaktionszeit.

2) Natürlich der üblichen Konzentration.

Tabelle 47.

In Vers. 1 ist die Dauer der vorl. Diff. 47 Std., die des Vers. 24 Std. Temp. 15—19°.
— 2 — — 48 ,, — 28 ,, — 15—17½°.
— 3 — — 27 ,, — 22 ,, — 22—24°.
— 4 — — 24 ,, — 29 ,, — 17½—20½°.

Nr. des Versuchs	Diffund. Stoff; Ausgangskonzentr. desselben	Dicke des Blocks	Abstand v. d. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Länge d. Wurzel vor dem Versuch	Länge d. Wurzel nach dem Versuch	Wieviel Stunden sich die Wurzeln im Block befanden	Resultate	
1	0,0152	38	10	0,0112	0,0004	21	33	24		0
	NaOH					23	35	8	16	0
						24	37	8	Stund.	0
		—	20	0,0072	—	24	34	24		+ 60
						25	42	8	auf	0
						28	46	8	dem	0
		—	31	0,0028	—	27	45	24		+ 25
						25	49	8	Klino-	0
						27	53	8	stat	0
2	0,08	37	8	0,062	0,00217	30	36	28		{— +}
	$MgCl_2$					24	42	8	20	— 20
						24	38	8	Stund.	— 30
		—	18	0,04	—	20	35	28		— 40
						27	44	8	auf	— 10
						36	58	8	dem	0
		—	28	0,02	—	26	43	28		— 30
						26	51	8	Klino-	0
						27	50	8	stat	0
3	0,05	29	10	0,0323	0,0017	22	43	22	— 15	
	$MgCl_2$					25	42	22	? 0	
						30	64	3	0	
						36	53	3	0	
						30	59	3	0	
		—	20	0,0154	—	24	42	22	— 20	
						24	49	22	0	
						34	58	3	0	
						33	60	3	0	
						34	57	3	0	
4	0,01	20	10	0,005	0,001	46	70	29	— 40	
	$MgCl_2$					40	62	29	± 20	
						29	54	29	— 10	
						30	53	29	— 30	
									Nach 7	29 Std.
						40	67	4	0	+ 10
						38	65	4	0	∓ 10
						35	64	4	0	+ 20
						36	61	4	0	— 10
						33	60	4	0	± 10
						38	66	7		± 10
						32	52	7		+ 10
						37	65	7		0
						35	55	7		— 10
						38	60	7		0

Versuche zur Feststellung der Reiz- und Unterschiedsschwelle bei den *Lupinus*-Wurzeln, die sich im Diffusionsstrome von $MgCl_2$ befinden.

Die zuletzt festgestellte Tatsache, daß negative Krümmungen sich als Nachwirkung erzielen lassen und von dem Vorhandensein der Spitze abhängig sind, ließ schon vermuten, daß diese Krümmungen durch Reiz hervorgerufen seien, daß also hier eine tropistische Reaktion vorliege. Um die Richtigkeit dieser Vermutung zu prüfen, stellte ich eine Reihe der oben charakterisierten Versuche an. Kurz, es handelte sich dabei um die Prüfung, ob das Webersche Gesetz[1]) auch hier Geltung habe.

Meine in dieser Richtung angestellten Versuche sind in Tabelle 48 zusammengefaßt. Die ersten 5 Versuche stellen die Reizschwelle fest; sie wurden nach der üblichen Methode angestellt. Die übrigen 37 Versuche hatten den Zweck, die Schwelle der Unterschiedsempfindlichkeit für Konzentrationsdifferenzen festzustellen. Die Anstellung dieser Versuche wich von der üblichen nur insofern ab, daß hier in der hinteren Höhlung das Wasser ebenfalls durch eine Lösung von $MgCl_2$ ersetzt wurde; die Konzentration der letzteren war aber niedriger als die der Vorderhöhlung. Die Konzentrationen in beiden Höhlungen sind nun in der Kolonne der Ausgangskonzentrationen angegeben, und zwar bezieht sich die obere von je 2 mit einer Parenthese umschlossenen Ziffern auf die vordere Höhlung, die untere dagegen auf die hintere Höhlung (vgl. Tab. 48).

Stellen wir nun tabellarisch (vgl. Tab. 49, S. 374) diejenigen Versuche zusammen, bei denen der Reiz die Schwelle überschreitet, d. h. wo bei minimalem Reiz schon bei der Mehrzahl der Wurzeln eine kaum merkliche Reaktion zutage tritt. Häufig geben die vorliegenden Versuche nur Grenzen an, zwischen denen die fragliche Schwelle liegt. In diesen Fällen nehme ich der Genauigkeit halber an, daß die Schwelle bei den Bedingungen liegt, die den Mittelwert der Bedingungen von zwei betr. Versuchen darstellen. So ist z. B. im Versuche Nr. 2 die Reaktion bereits deutlich ausgeprägt, im Versuch Nr. 3 bezieht sie sich dagegen nur auf die Minderzahl der Wurzeln. In diesem Falle nehme ich an, daß die Reizschwelle unter den Bedingungen liegt, welche die Mitte aus den Bedingungen von Versuch Nr. 2 und 3 vorstellen.

---

1) Bekanntlich reguliert dasselbe die Beziehung zwischen Reizintensität und Erregung auch bei anderen Orientierungsbewegungen.

Tabelle 48. $MgCl_2$.

In Vers. 1 u. 2	ist d. Dauer d. vorl. Diff.	26 St.,	die d. Vers.	21 St.	Temp.	22—24°.
—	3, 13, 14, 20, 26	—	24 „	—	24 „	—	$20^1/_2$—22°.
—	4—7, 39	—	26 „	—	24 „	—	20—24°.
—	8—12, 15—17, 23, 24	—	30 „	—	23 „	—	16—19°.
—	18, 19, 21, 22, 25, 27—31, 38, 40—42	—	24 „	—	24 „	—	19—20°.
—	32—37,	—	27 „	—	22 „	—	$17^1/_2$—$20^1/_2$°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentrationen	Dicke des Blocks	Abst. v. d. höh. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
1	0,002	10	5	0,001	0,0002	5	42	— 25; $\overset{=}{+}$ 15; 3 = — 10
2	0,001	10	5	0,0005	0,0001	5	61	— 20; — 35; $\overset{\mp}{+}$ 40; 2 = — 30
3	0,00075	10	5	0,000375	0,000075	5	100	— 15; — 25; 3 = 0
4	0,0005	10	5	0,00025	0,00005	5	79	$\overset{=}{+}$ 20; {— / ∓; 3 = 0
5	0,00025	10	5	0,000125	0,000025	5	72	—; ± 20; ± 10; 2 = 0
6	{0,005 / 0,0005	10	5	0,00275	0,00045	5	56	— 15; 4 = — 10
7	{0,0025 / 0,0005	8	4	0,0015	0,00025	5	50	∓ 20; — 20; — 30; 2 = — 10
8	{0,002 / 0,0005	10	5	0,00125	0,00015	6	59	— 50; — 20; — 35; {+ 10 / — 30; 2 = $\overset{=}{+}$ 30
9	{0,0015 / 0,0005	10	5	0,001	0,0001	6	76	+ 15; — 15; — 35; 3 = — 10
10	{0,001 / 0,0005	10	5	0,00075	0,00005	6	74	4 = — 15; {—10 / —30; {—10 / —20
11	{0,00075 / 0,0005	10	5	0,000625	0,000025	6	82	0; + 25; 2 = — 15; 2 = — 10
12	{0,0006 / 0,0005	10	5	0,00055	0,00001	6	72	— 10; $\overset{=}{+}$ 20; ± 10; {—10 / —10; 2 = 0
13	{0,0035 / 0,00075	10	5	0,004125	0,000275	5	77	—; — 15; — 25; $\overset{=}{+}$ 35; — 40
14	{0,0025 / 0,00075	10	5	0,001625	0,000175	5	80	— 10; — 15; — 20; 2 = 0
15	{0,002 / 0,00075	10	5	0,001375	0,000125	6	63	0; — 20; — 25; — 30; — 35; + 40
16	{0,0015 / 0,00075	10	5	0,001125	0,000075	6	62	0; — 20; — 30; — 40; {—10 / —30; {—10 / —20
17	{0,001 / 0,00075	10	5	0,000875	0,000025	6	75	± 10; $\overset{+}{\pm}$ 10; $\overset{=}{+}$ 40; ± 25; 2 = — 25
18	{0,005 / 0,001	10	5	0,003	0,0004	5	76	0; — 25; — 35; 2 = — 30
19	{0,004 / 0,001	10	5	0,0025	0,0003	5	78	0; — 20; — 30; 2 = — 10

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentrationen	Dicke des Blocks	Abst. v. d. höh. Ausgangskonz. bis zur Vorderfl. d. Wurzel	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Anz. d. Wurz. i. ein. Reihe	Mittlerer Zuwachs der Wurzeln in %	Resultate
20	0,0035 0,001	10	5	0,00225	0,00025	5	77	— 15; — 40; $\begin{cases}+\\-20\end{cases}$; 2 = 0;
21	0,003 0,001	10	5	0,002	0,0002	5	73	— 25; 0; 2 = —; + 35
22	0,002 0,001	10	5	0,0015	0,0001	5	100	+ 10; — 20; — 25; 2 = — 30
23	0,0015 0,001	10	5	0,00125	0,00005	6	65	+ 20; — 10; — 25; 2 = 0
24	0,00125 0,001	10	5	0,001125	0,000025	6	60	4 = 0; — 20; ± 40
25	0,008 0,002	10	5	0,005	0,0006	5	63	± 30; 0; — 40; — 20; $\begin{cases}\pm\\-20\end{cases}$
26	0,007 0,002	10	5	0,0045	0,0005	5	57	0; —; — 30; — 25; — 15
27	0,006 0,002	10	5	0,004	0,0004	5	68	— 20; — 30; $\begin{cases}+\\-35\end{cases}$; 2 = — 10
28	0,005 0,002	10	5	0,0035	0,0003	5	65	— 10; — 15; — 25; 2 = — 30
29	0,004 0,002	10	5	0,003	0,0002	5	76	0; — 20; — 30; 2 = — 10
30	0,003 0,002	10	5	0,0025	0,0001	5	77	∓ 25; — 10; ±; — 20; $\begin{cases}-10\\-10\end{cases}$
31	0,0025 0,002	10	5	0,00225	0,00005	5	94	3 = 0; ±; $\begin{smallmatrix}\mp\\+\end{smallmatrix}$ 20
32	0,015 0,005	10	5	0,01	0,001	5	30	+ 30; ∓ 40; 2 = $\begin{cases}-10\\-30\end{cases}$; $\begin{cases}\mp 10\\+40\end{cases}$
33	0,01 0,005	10	5	0,0075	0,0005	5	31	— 15; — 20; — 30; 2 = — 40
34	0,009 0,005	10	5	0,007	0,0004	5	40	3 = —; — 30; ±
35	0,008 0,005	10	5	0,0065	0,0003	5	32	0; ±; — 10; — 20; — 25
36	0,007 0,005	10	5	0,006	0,0002	5	41	2 = 0; 2 = ∓; 1 = ? —
37	0,006 0,005	10	5	0,0055	0,0001	5	29	2 = 0; + 35; — 15; ± 30
38	0,0214 0,01	10	5	0,0157	0,00114	5	35	± 30; 2 = — 20; —; $\begin{cases}-10\\-40\end{cases}$
39	0,02 0,01	10	5	0,015	0,001	5	33	— 25; — 30; — 35; — 40; — 50
40	0,0175 0,01	10	5	0,01375	0,00075	5	43	— 20; — 25; — 30; ∓ 30; ∓ 40
41	0,015 0,01	10	5	0,0125	0,0005	5	54	— 45; ? —; 3 = — 30
42	0,0125 0,01	10	5	0,01125	0,00025	5	43	0; ? —; — 20; $\begin{smallmatrix}\mp\\+\end{smallmatrix}$; $\begin{cases}\mp 20\\+\end{cases}$

Tabelle 49.

Nr. des Versuchs aus Tabelle 48	Ausgangs-konzentrationen	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentration a. d. Hinterflanke der Wurzel	Differenz der an der Vorder- und Hinterflanke der Wurzeln vorhand. Konzentr.	Verhältnis dieser Differenz zur Konzentration a. d. Hinterflanke der Wurzel
2 3	0,000875	0,0004375	0,00035	0,0000875	0,25
12	0,0006 0,0005	0,00055	0,00054	0,00001	0,0186
17	0,001 0,00075	0,000875	0,00085	0,000025	0,0294
23 24	0,001375 0,001	0,0011875	0,00115	0,0000375	0,0326
30 31	0,00275 0,002	0,002375	0,0023	0,000075	0,0326
36	0,007 0,005	0,006	0,0058	0,0002	0,0345
42	0,0125 0,01	0,01125	0,011	0,00025	0,0227

Auf Grund der Tabellen 48 und 49 komme ich zum folgenden Schluß.

Führen wir eine Wurzel in den Agarblock ein, so kommt und bleibt die vordere und hintere Flanke mit den verschiedenen Konzentrationen in Berührung. Die Vorderflanke wird von einer höheren Konzentration berührt und daher stärker gereizt als die Hinterflanke. Je höher dabei caeteris paribus die Konzentrationsdifferenz ist, desto kräftiger fällt auch die Reizung aus.

Es fragt sich nun, ob das Webersche Gesetz, insofern es die Intensitäten von Reiz und Erregu g zueinander in Beziehung bringt, auch für diesen Fall gültig ist.

Das Webersche Gesetz sagt bekanntlich, daß der Reizzuwachs, mag er (innerhalb bestimmter Grenzen natürlich) absolut so groß sein wie er will, nur dann als eine die Reaktion hervorrufende Erregung empfunden wird, wenn er in einer bestimmten minimalen Beziehung zum bereits vorhandenen Reiz steht. Blicken wir von diesem Standpunkt aus auf unsere Verhältnisse.

Wie aus Tabelle 49 ersichtlich, nehmen die Differenzen der an den gegenüberliegenden Wurzelflanken befindlichen Konzentrationen immer zu. Die absoluten Größen des Reizzuwachses steigen somit allmählich bei den sukzessiven Versuchen. Anders

verhält es sich mit der Erregung. Für sie ist die relative Reizgröße maßgebend, und eben sie ist überall gleich stark. In der Tat, sieht man von dem Versuch Nr. 2 und 3 der letzten Tabelle ab[1]), so schwankt überall das Verhältnis der Differenz der an den gegenüberliegenden Wurzelflanken befindlichen Konzentrationen zu der an der Hinterflanke herrschenden Konzentration ziemlich nahe um den Mittelwert 0,0284. Dieser Wert ist nun als die Schwelle der Unterschiedsempfindlichkeit der *Lupinus*-Wurzeln für Konzentrationsdifferenzen von $MgCl_2$ zu betrachten. Hat also der Konzentrationszuwachs einen bestimmten minimalen (0,0284) Bruchteil der Konzentration erreicht, welche die hintere gleichsam vergleichende Wurzelflanke reizt, so ist die Unterschiedsschwelle überschritten und es tritt eine kaum merkliche, der Reizschwelle entsprechende Reaktion ein.

Wir sehen also, daß das Webersche Gesetz auch für negative durch den Diffusionsstrom von $MgCl_2$ hervorgerufene Krümmungen gültig ist.

Über den Einfluß der Dauer des Versuchs auf die Resultate desselben.

Die übliche Dauer meiner Versuche betrug 24 Stunden. Da sie aber gewissermaßen willkürlich gewählt wurde, so lag die Gefahr nahe, daß auch das Verhalten der Wurzeln, welches nach 24 Stunden konstatiert wurde, sich als zufällig erweisen dürfte.

Es wäre ja denkbar, daß die Empfindlichkeit einzelner Wurzeln der Reizwirkung des Diffusionsstromes gegenüber ungleich sein könnte. Bei empfindlicheren Wurzeln dürfte dann die Reaktion sowohl früher eintreten wie auch schneller verlaufen, als dies bei den weniger empfindlichen Wurzeln der Fall wäre.

Ferner ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die einmal eingetretenen Krümmungen sich dann entweder völlig ausgleichen, oder ihre ursprüngliche Richtung ändern.

Ob die aufgestellten Möglichkeiten richtig seien, konnten nur Versuche entscheiden. Es waren also Versuche notwendig: 1. über die Reaktionszeit und 2. über die Stabilität der einmal eingetretenen Reaktion der Wurzeln.

---

1) Was auch gewissermaßen gerechtfertigt wäre, insofern in Versuchen Nr. 14—16 der Tabelle 50 negative Krümmungen bereits bei den viel niedrigeren Konzentrationen beobachtet wurden.

Bereits bei der Anstellung der in den ersten 44 Tabellen angeführten Versuche verfolgte ich von Zeit zu Zeit das Verhalten der Wurzeln. In der meisten Fällen waren aber nach 5, 7, sogar 10 Stunden keine Spuren von Krummwerden zu sehen. Nur hie und da, namentlich wenn die reizende Konzentration hoch, der Agarblock dagegen dünn war, beobachtete ich positive Krümmungen schon nach 5—9 Stunden. Desgleichen erwies sich die Reaktionszeit etwas kürzer auch im Diffusionsstrome von Salzlösungen mit zweiwertigen Kationen.

Diese inzwischen gemachten Beobachtungen reichten natürlich nicht aus, um eine Lösung der aufgestellten Fragen zu ermöglichen. Deswegen stellte ich eine Reihe von speziellen Versuchen mit $MgCl_2$ an. Diese Versuche sind nun in Tabelle 50 zusammengefaßt. Indem ich sowohl die Höhe der Ausgangskonzentration wie auch die Dicke des Agarblocks verschiedentlich variierte, war ich bestrebt, die Bedingungen eines möglichst starken Reizes zu schaffen, woraus sich voraussichtlich auch eine kürzere Reaktionszeit ergeben dürfte.

Auf Grund der in Tabelle 50 angeführten Ergebnisse komme ich zu den folgenden Schlüssen.

1. Ist die Konzentration $MgCl_2$ stark genug, der Agarblock dagegen hinreichend dünn, so kommen schon 2—3 Stunden nach dem Beginn des Versuches die ersten Spuren einer negativen Krümmung zum Vorschein. Unter weniger günstigen Bedingungen (und zwar bei niedrigerer Konzentration und dickerem Agarblock) steigt die Reaktionszeit auf 4, 5 und mehr Stunden.

2. Aus den Versuchen Nr. 12—16 folgt, daß eine doppelte Versuchsdauer die nach 24 Stunden konstatierten Resultate wesentlich nicht modifiziert. Die Krümmungsrichtung bleibt immer negativ; nur das treppenförmige Aussehen des gekrümmten Wurzelteiles weist darauf hin, daß hier ein Kampf zwischen dem Geotropismus und dem Diffusionsreiz stattgefunden hat.

3. Mehrere Versuche zeigen, wie eine anfangs negative Krümmung, häufig über das intermediäre $\pm$ Stadium, zum Ende des Versuches in eine positive umgewandelt wird.

4. Das Ausgleichen der einmal eingetretenen Krümmung wurde nicht beobachtet.

Die gefolgerten Schlüsse basieren auf den makroskopischen Beobachtungen.

Tabelle 50.

In Vers. 1—6 ist die Dauer d. vorl. Diff. 23 Std., die d. Vers. 24 Std. Temp. 16—19°.
— 7—11 — — 20 „ — 25 „ — 14—17½°.
— 12—16 — — 20 „ — 51 „ — 15½—18°.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Länge der Wurzel vor dem Versuch	Länge der Wurzel nach dem Versuch	Resultate nach Stunden:					
								4	6	8	24		
1	0,1	37	18	0,051	0,0027	43	58	—	—	—	— 40		
						37	55	0	—	—	— 40		
						32	50	0	—	—	— 30		
						35	52	0	—	—	— 40		
2	0,1	30	15	0,05	0,00333	46	58	—	—	—	— 35		
						40	50	0	—	—	— 40		
						43	58	0	0	—	— 30		
						38	50	0	—	—	— 50		
3	0,1	21	8	0,061	0,00476	37	47	—	—	—	+ 30		
						32	41	0	?	—	± 10		
						24	33	0	?	?	+ 15		
						40	50	0	?	?	+ 20		
4	0,05	40	19	0,0262	0,00125	35	52	0	0	0	0		
						41	59	0	0	—	— 40		
						40	57	0	0	—	— 20		
						35	49	0	0	—	± 40		
5	0,05	29	13	0,0276	0,0017	33	48	—	—	— 20	?—		
						38	43	—	—	— 30	— 60		
						38	43	—	—	— 20	— 60		
						40	55	—	—	— 25	— 60		
6	0,05	21	8	0,031	0,0024	36	52	—	—	— 20	— 50		
						37	52	—	—	— 15	— 15		
						40	54	—	—	— 30	— 50		
						40	55	0	0	— 20	— 50		
								2½	3½	5	6½	8½	25
7	0,05	18	10	0,022	0,00278	25	35	0	—	—	—20	—20	—60
						37	46	0	—	—	—20	—30	—60
						37	42	0	—	—	—10	—20	—55
								2	3	5½	7¼	9½	25
8	0,05	10	4	0,03	0,005	34	40	0	—	—	—20	—30	—70
						33	40	0	—	—	—	—	?
						29	32	0	—	—	—20	—30	+70

Fortsetzung der Tabelle 50.

Nr. des Versuchs	Ausgangskonzentration	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Länge der Wurzel vor dem Versuch	Länge der Wurzel nach dem Versuch	Resultate nach Stunden:					
								2	3	5½	7¼	9½	25
8	0,05	10	4	0,03	0,005	30	34	0	—	—	—	—	? +
						45	50	0	—	—	—20	—30	—50
								1	2½	5	6½	8½	24
9	0,05	10	4	0,03	0,005	35	43	0	—	—20	—20	—20	—50
						35	41	0	—	—20	—20	—20	∓ 75
						33	46	0	—	—10	—20	—20	—40
								2	3	5½	7¼	9½	25
10	0,05	6	2,5	0,029	0,00833	30	33	0	—	+	+	+	+ 40
						29	35	0	—	—	?	+	+ 40
						34	35	0	—	—	?	+	+ 45
						36	40	0	—	—	?	+	+ ± 90
								1	2½	5	6½	8½	24
11	0,05	6	2	0,033	0,00833	29	35	0	—	—15	—20	±	+ ± 90
						31	37	0	—	—20	—20	±	+ 60
								3	6½	9	24		51
12	0,005	10	5	0,0025	0,0005	5 Wurzeln	Die Wachstumsgeschwindigkeit ist normal	0	—15	—30	—60		Die Krümmung. sind nur treppenförmig geworden
								0	—15	—40	—60		
								0	—20	—30	—60		
								0	—15	—40	—60		
								0	—20	—40	—60		
13	0,005	6	3	0,0025	0,000833	5 Wurzeln		0	0	0	—10		—10
								0	0	0	± 20		± 20
								0	0	0	—10		—10
								0	0	0	0		0
								0	0	0	± 20		± 20
								4	8	10	24		51
14	0,00005	20	10	0,000025	0,0000025	3 Wurz.		0	0	±	± 50		Die Krümmungen sind nur treppenförmig geworden
								0	0	0	± 50		
								0	0	0	—30		
15	0,00005	10	5	0,000025	0,000005	3 Wurz.		0	—	—20	—60		
								0	0	0	+60		
								0	—	—15	—60		
16	0,00005	6	3	0,000025	0,0000083	3 Wurz.		0	0	0	—20		
								0	0	0	—		
								0	0	0	—		

Es schien mir wünschenswert, das Verhalten der Wurzeln in den ersten Stunden des Versuches mit einem Horizontalmikroskop zu verfolgen. Auf diese Weise ließe sich vermutlich die Frage beantworten, ob etwa die Krümmung nicht noch früher, als oben konstatiert wurde, beginne, sowie ob ephemere (d. h. nachher sich ausgleichende) Krümmungen stattfinden. Meine diesbezüglichen mikroskopischen Beobachtungen habe ich in Tabelle 51 zusammengefaßt.

Tabelle 51.

Ein Teilstrich des Okularmikrometers = 0,06 mm.

Sämtliche Versuche sind bei 16—19° C. ausgeführt. — Die Dauer der einzelnen Versuche ist in der Rubrik der Resultate angegeben.

Nr. des Versuchs	Dauer d. vorl. Diff.	Diffund. Stoff; Ausgangskonzentr. desselben	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrationsgefälle auf je 1 mm	Resultate
1	22	0,04 H_3BO_3	10	5	0,02	0,004	Nach — 30 Min. 0
							1 Std. 10 „ +2 Teilstriche
							1 „ 40 „ +7 „
							2 „ 10 „ +8 „
							2 „ 40 „ +9 „
							3 „ 40 „ +9 „
							23 „ — +30 Grad
2	24	0,02 H_3BO_3	10	5	0,01	0,002	Nach 3 Std. 45 Min. 0
							5 „ 45 „ 0
							24 „ — 0
3	22	0,005 H_3BO_3	10	5	0,0025	0,0005	Nach — 15 Min. 0
							— 30 „ 0
							1 Std. — +1 Teilstrich
							1 „ 45 „ +2,5 „
							4 „ 15 „ +7 „
							19 „ — 0 (Bedeutender Zuwachs)
4	22	0,005 H_3BO_3	10	5	0,0025	0,0005	Nach — 30 Min. 0
							1 Std. — 0
							1 „ 30 „ 0 (Deutlicher Zuwachs)
							2 „ — 0
							2 „ 30 „ 0
							3 „ — 0
							3 „ 30 „ 0
							5 „ — 0

Fortsetzung der Tabelle 51.

Nr. des Versuchs	Dauer d. vorl. Diff.	Diffund. Stoff; Ausgangskonzentr. desselben	Dicke des Blocks	Abst. v. d. Ausgangskonz. bis z. Vorderfl. d. Wurz.	Konzentration a. d. Vorderflanke der Wurzel	Konzentrations-gefälle auf je 1 mm	Resultate		
4	22	0,005 H_3BO_3	10	5	0,0025	0,0005	Nach 5 Std.	30 Min.	0
							6 „	—	0
							6 „	30 „	0
							7 „	—	0
							9 „	10 „	0
							24 „	—	0 (Bedeutender Zuwachs)
5	22	0,1 $MgCl_2$	10	5	0,05	0,01	Nach —	15 Min.	0
							1 Std.	—	0 } (Deutlicher Zuwachs)
							2 „	—	0 }
							3 „	15 „	0 }
							4 „	30 „	+
							5 „	45 „	+ ± 25°
							8 „	—	∓ + 25°
6	24	0,05 $MgCl_2$	10	5	0,025	0,005	Nach —	20 Min.	0
							—	40 „	— 4 Teilstr.
							1 Std.	5 „	— 4 „
							3 „	20 „	— 12 „
							5 „	50 „	— 12 „
							24 „	—	{ — / +
7	22	0,03 $MgCl_2$	10	5	0,015	0,003	Nach —	30 Min.	0
							1 Std.	—	0
							1 „	30 „	— 2 Teilstr.
							2 „	15 „	— 4 „
							4 „	30 „	— 5 „
							20 „	—	— 23 „
								oder	— 15 Grad;
8	24	0,01 $MgCl_2$	10	5	0,005	0,001	Nach —	15 Min.	0
							—	45 „	+ 2 Teilstr.
							1 Std.	15 „	+ 2 „
							2 „	15 „	0
							4 „	15 „	— 1 „
							4 „	50 „	— 1 „
							5 „	15 „	— 1 „
							5 „	45 „	— 2 „
							8 „	30 „	— 11 „
							24 „	—	— 45 Grad

Sehen wir nun die Ergebnisse der Tabelle 51 etwas näher an.

Versuche Nr. 1, 6 und 7 zeigen, daß die Reaktionszeit, wie auch vorauszusehen war, viel kürzer ist, als es nach nur makroskopischen Beobachtungen schien.

Versuch Nr. 8 weist auf das Vorhandensein des Kampfes zwischen Tendenzen zu positiver und negativer Krümmung hin. Demzufolge dürfte sich die Wurzel auch in einem verlangsamten Tempo krümmen. Möglicherweise erklärt sich in analoger Weise auch die ansehnliche Reaktionszeit im Versuch Nr. 5. —

Die in diesem Abschnitt angeführten Versuche sprechen also dafür, daß die Dauer des Versuches nicht ohne Einfluß auf das Resultat desselben ist. Doch kann dieser Einfluß recht verschieden ausfallen. In vielen Fällen behalten die einmal eingetretenen + oder — Krümmungen ihre ursprüngliche Richtung bis zum Ende des Versuches bei. Zuweilen aber erweist sich die eingetretene Reaktion als labil. Augenscheinlich kommt es dabei zum Kampf zwischen entgegengesetzten Krümmungstendenzen. Dementsprechend wird bald nur die Reaktionszeit verlängert, bald die eingetretene Krümmung ausgeglichen, bald die negative Krümmung über die intermediären Stadien von $\genfrac{}{}{0pt}{}{=}{+}$, $\genfrac{}{}{0pt}{}{+}{-}$, $\genfrac{}{}{0pt}{}{+}{+}$ Krümmungen in eine positive umgewandelt.

Hypothese zur Erklärung des Verhaltens der *Lupinus*-Wurzeln im Diffusionsstrome.

Die im letzten Kapitel mitgeteilten Versuche klären die Natur der im Diffusionsstrome eintretenden Krümmungen bis zu einem gewissen Grade auf. Trotzdem bleiben manche Eigentümlichkeiten dieses Verhaltens immer rätselhaft. Es schien mir daher zeitgemäß, hier eine Hypothese zu Hilfe zu nehmen, um endlich das ganze Bild des Verhaltens der *Lupinus*-Wurzeln im Diffusionsstrome von einem einheitlichen Standpunkte aus verstehen zu können.

Meine Hypothese beruht auf folgenden Sätzen.

Der Diffusionsstrom jedes Stoffes veranlaßt die Wurzeln sich in der Richtung seiner Verbreitung zu krümmen.

Ganz abhängig davon, ob der Diffusionsstrom entweder auf die Wachstumsregion allein oder nur auf die Wurzelspitze einwirkt, treten positive oder negative Krümmungen ein.

Sowohl diese wie jene werden in der Wachtumsregion der Wurzeln ausgeführt. Ihre Natur ist aber verschieden.

Positive Krümmung kommt passiv zustande, und zwar unter dem Einfluß der direkten Einwirkung des Stromes auf die Wachstumsregion. Denn wofern die vordere Flanke der Wurzel mit stärkeren Konzentrationen als die hintere in Berührung kommt, wächst sie relativ langsamer. Positive Krümmungen sehe ich als traumatisch[1]) an.

Negative Krümmungen kommen aktiv zustande, und zwar unter dem Einfluß der Erregung, die durch den Diffusionsstromreiz in der Spitze hervorgerufen und von hier nach der Wachstumsregion hin geleitet wird. Damit negative Krümmungen zustande kommen, muß augenscheinlich die vordere Wurzelflanke im Vergleich zu der hinteren rascher wachsen. Negative Krümmungen sehe ich als tropistisch an. Mit welchem Tropismus haben wir es nun hier zu tun? Der Diffusionsstrom repräsentiert einen zusammengesetzten Reiz. Hier liegt eine ungleichmäßige Verteilung nicht nur der chemischen, sondern auch der osmotischen und elektrischen[2]) Energie vor. Jede der genannten[3]) Energien kann ja tropistisch reizen. Solange unaufgeklärt ist, welche es tatsächlich tut, ziehe ich vor, die in Rede stehenden negativen Krümmungen als diffusiotrop zu bezeichnen.

Bei meiner Versuchsanstellung wirkt der Diffusionsstrom auf die Wachstumsregion und die Spitze der Wurzel gleichzeitig ein. Dementsprechend wird die physiologische Stromwirkung zweifach sein. Die Folge davon ist, daß die vordere Seite des wachsenden Wurzelteiles zum Kampfplatz zweier[4]) entgegengesetzter Wachstums-

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 591.

2) Diffundiert ein Elektrolyt, welcher in ungleich bewegliche Ionen zerfällt, so findet deren Scheidung statt und so entsteht eine Spannung des elektrischen Feldes. Vgl. Nernst, Zeitschr. f. physikal. Chemie, Bd. 2, S. 613—637.

3) Möglicherweise sind hierbei noch nicht alle beteiligten Energien aufgezählt.

4) Faktisch stellen sich Verhältnisse komplizierter dar. Denn außer den genannten Tendenzen ist noch die geotropische Stimmung der Wurzel zu berücksichtigen. Der Geotropismus diktiert sämtlichen Wurzelflanken ja eine gleichmäßige Wachstumsschnelligkeit. Daß an der im Diffusionsstrome eintretenden Krümmungsbewegung der Wurzel auch der Geotropismus beteiligt ist, geht aus meinen folgenden Beobachtungen hervor. a) Der Krümmungswinkel erreicht fast nie 90°, obgleich der Diffusionsstrom auf die Wurzelachse unter dem Rechtwinkel einwirkt. b) Bei der Untersuchung der besonders unter dem Einfluß schwacher Konzentrationen negativ gekrümmten Wurzeln bemerkte ich häufig, daß gerade die Wurzelspitzen nachträglich noch nach unten abgekrümmt waren. Offenbar gewinnt hier der Geo- auf dem Diffusiotropismus die Oberhand. Dies war auch zu erwarten. Denn der geotropische Reiz nimmt mit dem Krummwerden der Wurzel immer zu, der diffusiotrope Reiz dagegen wird abgeschwächt, insofern die negativ

tendenzen wird. Die Dauer und das Resultat dieses Kampfes hängt von der relativen Intensität der ringenden Tendenzen ab.

Das oben geschilderte verwickelte Verhalten der *Lupinus*-Wurzeln im Diffusionsstrom hängt davon ab, daß der erwähnte Kampf hier unter komplizierten und, was wichtiger ist, schwankenden Bedingungen verläuft. Einerseits schwankt die durch physikochemische Bedingungen des Diffusionsversuches bestimmte Reizintensität bei verschiedenen Experimenten. Andererseits ist die Empfindlichkeit sowohl der Wurzelspitze wie auch der Wachstumsregion für die Wirkung des Diffusionsstromes nicht nur bei verschiedenen Wurzeln den individuellen Schwankungen unterworfen, sondern kann sich auch bei ein und derselben Wurzel im Laufe der Zeit (Gewohnheitserscheinungen) verändern.

Gehen wir jetzt vom Standpunkt der entwickelten Hypothese aus zur Analyse des Verhaltens der *Lupinus*-Wurzeln im Diffusionsstrome über.

Ist die eine Wachstumstendenz während der ganzen Versuchsdauer überwiegend, so tritt die betr. Krümmung direkt ein — dabei muß die Reaktionszeit kurz sein — und bewahrt ihre Richtung unverändert bis zum Ende des Versuchs.

Sind beide Tendenzen während der ganzen Versuchsdauer gleich stark, so wächst die Wurzel gerade weiter. Im Falle schwacher Konzentrationen dürften übrigens gerade gebliebene Wurzeln als wirklich indifferent gelten.

Sind beide Tendenzen anfangs gleich stark und überwiegt erst nach einiger Zeit eine derselben die andere, so ist hier eine längere Reaktionszeit und erst dann eine Krümmung in entsprechender Richtung zu erwarten.

Ist endlich die eine Tendenz bei Beginn des Versuches stärker, gibt aber allmählich der anderen nach, so sind hier 2 Kombinationen denkbar. Es kommen entweder **S**-förmige $\left|\begin{smallmatrix}-\\+\end{smallmatrix}\right.$ oder $\left|\begin{smallmatrix}+\\-\end{smallmatrix}\right.$ Krümmungen zustande, oder es entstehen Krümmungen einer intermediären zwischen + und — liegenden Richtung.

Die entwickelte Hypothese erklärt leicht auch sonstige Eigentümlichkeiten des Verhaltens der *Lupinus*-Wurzeln im Diffusionsstrome.

---

sich krümmenden Wurzeln in den Bereich des geringeren Diffusionsreizes (d. h. schwächerer Konzentrationen und der Einwirkung des Stromes unter einem schiefen Winkel) geraten.

In einigen Versuchen, wo die Wurzeln in zwei Reihen angeordnet waren, fällt einem auf, daß trotz des überall guten Wachstums nur die Wurzeln der zweiten Reihe sich negativ krümmen. Die Wurzeln der ersten Reihe dagegen, welche durch den Strom anscheinend stärker gereizt werden, wachsen entweder gerade fort oder reagieren mit Krümmungen nach verschiedenen Richtungen. Derartige Eigentümlichkeit läßt sich folgendermaßen erklären. In der ersten Reihe ist der diffusiotrope Reiz zwar stärker, dafür infolge der höheren Konzentrationen fällt aber auch die Tendenz zur positiven Krümmung stärker aus. In der zweiten Reihe dagegen kann die diffusiotrope Reizung, wenn auch schwächer, doch eine intensivere Reaktion darum hervorrufen, weil die Tendenz zur positiven Krümmung sich als schwächer erweist.

Zwei andere Eigentümlichkeiten des Verhaltens der Wurzeln sind auf den ersten Blick gleichfalls wenig begreiflich. Es gibt einerseits positive Krümmungen bei Konzentrationen, die niedriger sind als die, welche negative Krümmungen hervorrufen. Andererseits kommen bisweilen scharf negative Krümmungen dann zum Vorschein, wenn die betr. Konzentrationen recht niedrig sind, zumal viel niedriger liegen als die untere für negative Krümmungen festgestellte Konzentrationsgrenze.

Diese beiden Eigentümlichkeiten lassen sich folgendermaßen erklären. Fast alle die Stoffe, welche bei hohen Konzentrationen das Wachstum hemmen, beschleunigen dieses bei den niedrigeren. Da aber die gegenüberliegenden Wurzelflanken von verschiedenen Konzentrationen berührt werden, so sind zwei Kombinationen denkbar. 1. Die vordere Flanke wächst mit normaler, die hintere dagegen mit gesteigerter Geschwindigkeit. Dann tritt — bei schwacher diffusiotroper Reizung — die positive Krümmung rein passiv ein. Indessen könnte man gerade sie als positive chemotrope Krümmung ansehen. 2. Die vordere Wurzelflanke wächst mit gesteigerter, die hintere dagegen mit normaler Geschwindigkeit. In diesem Falle kommt eine negative Krümmung gleichfalls passiv zustande. Wird aber die negative Krümmung zu gleicher Zeit unter dem Einfluß eines schwachen diffusiotropen Reizes angestrebt, so krümmt sich die Wurzel negativ im stärkeren Grade, als es der Intensität des diffusiotropen Reizes allein entspräche.

Schließlich lassen sich die mit *Helianthus*-Wurzeln ermittelten Resultate vom Standpunkt unserer Hypothese aus bis zu einem gewissen Grade begreifen. Es wäre ja möglich, daß diese Wurzeln

deshalb gerade weiter wachsen, weil die entgegengesetzten Wachstumstendenzen gleich stark sind. Übrigens wäre auch daran zu denken, daß hier entweder die geotropische Stimmung sehr stark oder die diffusiotrope Reizung zu schwach ist. Welche der angeführten Möglichkeiten faktisch vorliegt, wird sich nicht eher entscheiden lassen, als wenn die Methodik selbst modifiziert werden wird, und zwar in dem Sinne, daß der Diffusionsstrom auf die Wurzelspitze allein einwirkt. Erst dann würde es der Mühe wert sein, auf die Untersuchung des Verhaltens von *Helianthus*-Wurzeln im Diffusionsstrome näher einzugehen. Das Gesagte erhellt zugleich, weshalb das weitere Anstellen der Versuche mit *Helianthus*-Wurzeln nach der üblichen Methode unterbrochen werden mußte.

Schluß.

Im experimentellen Teil der vorliegenden Arbeit war ich bestrebt: 1. eine quantitative Methode der Erforschung des Chemotropismus der Wurzeln auszuarbeiten; 2. das Verhalten der Wurzeln im Diffusionsstrome zu untersuchen; und 3. die Natur der hier beobachteten Krümmungen zu erklären.

Auf dem Gebiet jeder der aufgestellten Angaben gelang es mir, gewisse Resultate zu erzielen.

Eine Methode der quantitativen Untersuchung des Chemotropismus der Wurzeln ist in den Hauptzügen ausgearbeitet. Selbstredend bedarf dieselbe noch mancher Vervollkommnungen. In erster Linie dürften die oben angegebenen Quellen der Versuchsfehler eine Berücksichtigung finden. Ließen sie sich auch nicht ganz beseitigen, so wäre festzustellen, in welchem Grade sie die Versuchsergebnisse beeinflussen könnten.

Das Verhalten der Wurzeln im Diffusionsstrome ist nur bei *Lupinus albus* genügend untersucht worden. Des weiteren stehe ich im Begriff, auch die Wurzeln anderer Pflanzen in den Bereich meiner Untersuchungen zu ziehen. Das kleine mir zurzeit vorliegende Material über das Verhalten der Wurzeln von *Helianthus annuus*, *Vicia Faba minor* und *Ricinus communis* läßt vermuten, daß wir hier den schon uns bekannten Verhältnissen begegnen werden. Übrigens tauchen schon einige spezifische Differenzen sowohl betreffs der besonders stark reizenden Stoffe als auch betreffs der krümmenden Konzentrationen auf.

Die Natur der im Diffusionsstrome auftretenden Krümmungen fängt eben an, sich zu klären. Es gelang mir einstweilen, die Gebiete der positiven und negativen Krümmungen scharf voneinander zu trennen. Positive Krümmungen lassen sich unschwer begreifen. Was aber ihrem Wesen nach negative Krümmungen sind, müssen erst künftige Untersuchungen lehren. Der Weg hierzu scheint klar vor uns zu liegen.

Einerseits hat man die oben beschriebene Methode, wonach die ganze Wurzel dem Diffusionsstrom ausgesetzt wird, dahin zu modifizieren, daß sich entweder die Spitze oder die Wachstumszone allein im Block befinde. Sollte sich übrigens die Einwirkung des Diffusionsstromes auf die Wachstumszone allein durch keinerlei Nachwirkungen kundgeben, so wird man die Versuche auch nach der üblichen Methode anstellen dürfen. Man wird aber nur dafür sorgen müssen, daß die Wurzeln sich im Agarblock kürzere Zeit befinden als die Reaktionszeit beträgt, um dann in reinen Agar übertragen zu werden und hier schon die Nachwirkung einer Reizung der Wurzelspitze hervortreten zu lassen.

Andererseits, indem man die Agarblöcke in einer erwünschten Dicke bereitet und die Wurzeln in einer erwünschten Entfernung von den Höhlungen einsetzt, kann man die verschiedenen Bedingungen des Diffusionsstromes nach Belieben variieren. Auf diese Weise läßt sich unschwer analysieren, welche Momente (die Natur des diffundierenden Stoffes, die Diffusionsschnelligkeit, die absolute auf die Wurzel einwirkende Konzentration, das Konzentrationsgefälle, die Dauer der Einwirkung des Diffusionsstromes usw.) den krümmenden Effekt des Diffusionsstromes bedingen. Dadurch ließe sich voraussichtlich auch der Zusammenhang zwischen dem Reiz und der Reaktion im Diffusionsstrome genau formulieren.

Je nach dem Resultat all dieser beabsichtigen Versuche dürfte das Schicksal unserer Hypothese verschieden sein. Sollte sie sich späterhin selbst als völlig unhaltbar erweisen, so verdient sie doch zurzeit als Arbeitshypothese Berücksichtigung. Denn sie gestattet zunächst das komplizierte Verhalten der Gesamtheit der *Lupinus*-Wurzeln im Diffusionsstrome zu einem gewissen Grade zu erklären. Sodann bringt meine Hypothese den Chemo- und Galvanotropismus der Wurzeln in nahen Zusammenhang.

Die neuesten Untersuchungen Gassners[1]) stellten endgültig

1) G. Gassner, Der Galvanotropismus der Wurzeln, 1906.

fest, daß die Natur der unter dem Einfluß des galvanischen Stromes eintretenden positiven und negativen Krümmungen der Wurzeln verschieden ist. Man darf nur negative Krümmungen als galvanotrope ansehen; sie treten ohne Spitze nicht ein. Positive Krümmungen dagegen wurden auch an den Wurzeln beobachtet, bei denen die Spitze entfernt oder nicht gereizt wurde. Positive Krümmungen stellen somit Schädigungskrümmungen vor, welche als eine Folge der herabgesetzten Wachstumsschnelligkeit der der Anode zugekehrten Wurzelflanke zustande kommen. Die Ursache der negativen Krümmungen liegt nach Gassners Meinung in der einseitigen Schädigung der Wurzelspitze. Deswegen betrachtet er diese Krümmungen als eine besondere Form von Traumatropismus.

Stellen wir unsere Schlußfolgerungen mit denen von Gassner zusammen, so springt die große Analogie sofort ins Auge.

Wir sehen unsere positive Krümmungen gleichfalls als Schädigungskrümmungen an und glauben nur negative Krümmungen als diffusiotrop bezeichnen zu dürfen. Die nächste Ursache der negativen diffusiotropen Krümmung dürfte auch hier in einer einseitigen Schädigung der Wurzelspitze liegen. Somit dürfte der Diffusiotropismus gleichfalls eine neue Form des Traumatropismus darstellen. Erst vergleichende Untersuchungen über den Galvano-, Chemo- und Traumatropismus werden entscheiden können, ob die eben ausgesprochene Ansicht richtig ist. Als Hypothese aber ist dieselbe wohl der Beachtung wert. Es werden ja hierdurch die Gebiete von drei Tropismen vereinigt, die auf den ersten Blick einander fern zu liegen scheinen. Dieser Vereinigung dürften folgende zwei Analogien zugrunde liegen.

Zunächst begegnen wir im Bereich jedes der genannten Tropismen positiv traumatischen und negativ tropistischen Krümmungen.

Sodann liegt kein Grund vor, im Bereich jedes dieser Tropismen die Existenz von positiven tropistischen Krümmungen anzunehmen. Was den Traumatropismus anbelangt, kann darüber wohl kein Zweifel obwalten. Bei Untersuchung des Galvanotropismus freilich sah Schellenberg[1]) positive Krümmungen unter dem Einfluß schwacher Stromdichten auftreten. Doch ist die Natur dieser Krümmungen, wie von Rothert[2]) mit Recht betont wurde,

---

1) Schellenberg, Flora, 1906, Bd. 96, S. 474.

2) W. Rothert, Zeitschr. f. allgem. Physiol., 1907, Bd. 7, S. 157—158.

noch unklar. Möglicherweise sind es nicht galvanotropische Krümmungen. Schließlich liegt bei dem Chemotropismus der Wurzeln kaum ein Grund vor, die von Sammet und Lilienfeld beschriebenen positiven Krümmungen als tropistisch zu betrachten. Diese Krümmungen wurden ja auch an geköpften Wurzeln beobachtet. Außerdem ist eine Mitbeteiligung der anderen krümmenden Faktoren bei der Versuchsanstellung der zuletzt genannten Forscher wohl nicht ausgeschlossen.

Alles in allem stellen somit die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit allerdings nur die ersten Schritte zur experimentellen Bearbeitung der oben aufgestellten Aufgaben vor. Diese Schritte scheinen aber richtig getan worden zu sein, da die Ergebnisse unserer Arbeit nicht nur eine Reihe von wichtigen Fragen aufstellen, sondern auch auf den klaren Weg zu ihrer Lösung hinweisen.

Odessa, den 24. Oktober 1910.
Botanisches Laboratorium der Universität.

Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. I. II.

Von

F. Tobler.

Mit Tafel III und 1 Textfigur.

I. Über die Beziehungen einiger Flechtenparasiten zum Substrat.

Einleitung.

Die als Flechtenparasiten in der systematischen Literatur uns begegnenden Pilze (wohl ohne Ausnahme Ascomyceten) bieten beachtenswerte biologische, resp. ernährungsphysiologische Probleme. Solchen an auffallenden Objekten nachzugehen und die Resultate zur Frage der Stellung und Geschichte der Organismen zu verwerten, ist der Zweck der vorliegenden Untersuchung.

Die literarische Geschichte der sog. Flechtenparasiten ist merkwürdig und zugleich herzlich unerfreulich. Sind doch diese in bemerkenswerter Anzahl von Arten bekannten[1]) Pilze fast allein in den Händen von Systematikern gewesen, die um der häufig erwogenen Schwierigkeit ihrer Unterbringung willen nicht gerade liebevoller sich ihrer annahmen. Die ältesten Angaben über die fraglichen Pilze dürften auf Nylanders bei Zopf (I) zitierte Beobachtungen zurückgehen. Sie vertreten merkwürdigerweise den Standpunkt, daß es sich dabei um Flechten selbst handele. Bei Fällen, in denen lediglich der Flechtenparasit fruktifizierte, der

1) Zopf (III, S. 3 u. I) kennt 1897 schon etwa 800 Fälle, hervorgerufen durch ca. 400 Spezies an etwa 350 Flechtenarten. Doch weist seine jetzt im Besitz des Botanischen Instituts der Universität Münster befindliche Sammlung noch weit mehr und unbeschriebenes Material auf.

unscheinbare oder sterile Thallus der besiedelten Flechte aber in seiner Art unkenntlich war, lag ja auch in der Anfangszeit mikroskopisch-kryptogamischer Forschung kein Anlaß zu einer anderen Annahme vor. Das Üble an der Sache war nur, daß dadurch für lange Zeit die Flechtenparasiten aus dem Bereich der Mykologen verbannt und nur von Lichenologen verarbeitet blieben. Später war es dann für Mykologen doppelt schwer, aus der lichenologischen Literatur diese Organismen auszuscheiden[1]).

In den meisten Fällen, die als Flechtenparasiten bekannt waren, ist das mit Erfolg geschehen. Daß die gleichen Objekte trotzdem gelegentlich noch auch unter den Flechten stehen, stört zunächst wenig. Eine neue Schwierigkeit ist aber durch die verschiedentlich nachgewiesene Parasymbiose an Stelle eines angenommenen Parasitismus entstanden. Wir wissen — um das hier nur anzudeuten — von den fraglichen Objekten nun, daß in ihnen eine Gemeinschaft von zwei Flechtenpilzen und einer Alge vorliegt. Zwar dominiert der eine Pilz als der die Gestalt der Flechte im wesentlichen bestimmende in der Regel, doch ist der andere, wie sich immer zeigt, biologisch völlig gleichberechtigt. Er verdankt seine geringere Entwicklung vor allem wohl dem Umstand, daß er nachträglich von außen eingewandert ist. Doch sei gleich hier daran erinnert, daß es Fälle gibt, in denen er seinerseits starke

---

1) Als charakteristisches Beispiel der Lichenologen und ihrer Behandlung unserer Formen sei Stein angeführt. Es fällt ihm umso weniger schwer, die fraglichen Ascomyceten unter seine oder neue Flechtengattungen (nach Nylander u. a.) einzureihen, als bei vielen der damals bekannten Objekte und zwar gerade bei wirklichen Parasiten auf Flechten der vage Begriff der Sclerogonidien den alten Lichenologen zu Hilfe kam. Unter Sclerogonidien werden bei Th. Fries (Stein, Einleitung von Schroeter, S. 13) auch gelbgrüne oder entfärbte Gonidien verstanden. Zu solchen werden aber — als Anzeichen wirklichen Parasitismus — oft die Gonidien der befallenen Flechten. Am deutlichsten erkennt man das in der Nähe der Pilze und es ist völlig verständlich, wenn Stein (S. 289) bei seinem *Coniangium clemens* Tul., d. i. *Conida clemens* (Tul.) Rehm bemerkt: „In der unmittelbaren Nähe der Früchte zeigen sich stets zarte Sclerogonidien, so daß über die Flechtennatur des kleinen Pflänzchens kein Zweifel obwalten kann". Diese „Sclerogonidien" dürften die zugrunde gehenden Gonidien des befallenen *Placodium albescens* sein. Dementsprechend macht dann Rehm (S. 421) bei dem gleichen Objekt auf die starke, schon äußerlich kenntliche Veränderung des Thallus der von *Conida clemens* befallenen Objekte (gerunzelt, stark verbogen) aufmerksam. In einem anderen Fall sicherer Parasymbiose hat Stein den Mangel seiner Auffassung selbst empfunden; er bezeichnet die Gattung *Abrothallus* (S. 210) als Epiphyten, fügt aber unsicher hinzu: „wahrscheinlich im fremden Lager zerstreute Sclerogonidien." Kotte wies später in dieser Gattung verschiedentlich Parasymbiose nach.

Umbildungen der Flechte (die wir dann Gallen nennen) herbeiführt und auch an den ungeschlechtlichen Vermehrungsorganen teilhat (s. Anm. 2 u. 3, S. 392). Nun werden wir aber bei diesen Befunden sofort an die analogen Verhältnisse erinnert, wie sie in den Cephalodienbildungen vorliegen. Hier lebt der eine vorhandene Flechtenpilz in gleichzeitiger Symbiose mit zwei Algen, von denen die eine die für die Flechtenart charakteristische, die andere eine von außen eingewanderte und lokal die Form beeinflussende ist. Während man aber diese Objekte anstandslos im Kapitel Flechten behandelt, hütet man sich bisher, die Parasymbioseorganismen den Flechten einzureihen. Sehen wir von einer Entscheidung zunächst ab und beachten wir nur, daß die Behandlung der fraglichen Objekte wieder aufs neue dadurch strittig werden kann.

Fragen wir uns noch, was eigentlich Veranlassung zu der Bezeichnung „Flechtenparasiten“ gab, so fällt es schwer, eine erschöpfende Antwort zu geben. Es sei gleich betont, daß es ursprünglich den Benutzern dieses Ausdrucks völlig fern gelegen hat, damit den Versuch einer physiologischen Beziehung zu wagen. Vermutlich ging die Veranlassung von den Mykologen aus, die verwandtschaftlich den Objekten sehr nahe stehende Pilze zur Genüge als epiphytische Parasiten anderwärts kannten oder wenigstens damals auch anderwärts als Parasiten auffaßten, wo wir heute geneigt sind, zum mindesten zugleich Saprophyten zu sehen *(Sphaeriales)*.

Eine physiologische Grundlage erstrebte für die Flechtenparasiten erst Zopf, der den Ausdruck bewußter anwandte und in manchen Fällen auch durch Angaben zu stützen vermochte. Die von ihm gewählte Überschrift „Flechtenkrankheiten“ für die erste gründlichere Darstellung eines Teiles des Gebietes (Zopf III u. IV) geht in der Annahme über die Beziehungen von Pilz und Flechte soweit, wie in dieser Richtung denkbar. Für manche seiner Objekte gibt er auch in der Tat Beweise solcher parasitären Natur[1]), für

---

1) In Zopfs Abhandlungen sind Angaben hierüber im einzelnen enthalten bei:

1. *Rosellinia Groedensis* Zopf, die die Hyphen von *Pertusaria sulphurella* Körb. tötet (Zopf III, 16).
2. *Discothecium Stigma* (Körb.) Zopf, auf *Psora lamprophora* ohne sichtbaren Einfluß (III, 34).
3. *Mycobilimbia Arnoldiana* Zopf, die die Algen von *Solorina crocea* abtötet (III, 62).
4. *Bertia lichenicola* De Not., auf *Solorina crocea* sichtlich ohne Schädigung (III, 71).

andere fehlt jede derartige Beobachtung[1]) und für einzelne fand er eben damals ein Neues: das oben erwähnte und auch eigens geschilderte Verhalten der Parasymbiose[2]), in dem er die Umspinnung der Gonidien von Flechten auch durch den sog. Parasiten (und sichtlich ohne eintretende Schädigung) feststellt. Das unaufdringliche Vegetieren des zweiten Pilzes neben dem echten Flechtenpilz in Gonidienschicht und im Mark kennzeichnet den entstehenden Organismus als etwas Neuartiges, dem man wohl den Namen „Doppelflechte" geben könnte. Um so mehr, da diese Vereinigung sich des öfteren als etwas sehr häufiges (nicht immer auffälliges!) und sogar als ein durch die natürlichen Verbreitungsmodi gelegentlich gefördertes Faktum erwiesen hat[3]).

---

5. *Didymosphaeria sphinctrinoïdes* (Zwackh) verfärbt *Physcia elegans* zu krankhaftem Aussehen (III, 72).
6. *Sphaerellothecium araneosum* (Rehm) zeigt seinen Einfluß auf *Lecanora badia* besonders an den Schläuchen, deren Entwicklung er hemmt (III, 89).
7. *Echinothecium reticulatum* Zopf auf *Parmelia saxatilis* stellte sich als reiner Epiphyt heraus (IV, 4)
8. *Nesolechia punctum* Massal. beeinflußt die Gestalt der *Cladonia digitata*-Lappen so, daß man wohl von Gallenbildung sprechen darf (IV, 11 f.).
9. *Microthyrium maculans* Zopf erzeugt an *Gyrophora hirsuta* (Ach) starke Gallen (IV, 16).
10. *Pharcidia Arnoldiana* Zopf verfärbt und tötet fleckenweise die Wirtsflechte, *Endocarpon minutum* (IV, 28).
11. *Phaeospora Catolechiae* (Zopf) bleibt ohne jeden Einfluß auf *Catolechia pulchella* (IV, 31).
12. *Tichothecium gemmiferum* Zopf zeigt keinen Einfluß auf *Rhizocarpon excentricum* (IV, 45).

1) In zehn Fällen etwa reichte das Material Zopfs (in III u. IV) nicht zu biologischen Angaben aus.

2) Parasymbiose gab Zopf (in II u. III, an letzterer Stelle mit Abbildungen) für *Rhymbocarpus punctiformis* Zopf mit *Rhizocarpon geographicum* (III, 30 f.), *Conida rubescens* Arnold mit *Diplotomma epipolium* (III, 54) mit Sicherheit und für *Rosellinia alpestris* Zopf mit *Acarospora glaucocarpa* (III, 92) als möglich an. Kotte hat diesen Fällen dann noch hinzugefügt: *Abrothallus Peyritschii* (Stein) Kotte mit *Cetraria caperata*, *A. glabratulae* Kotte mit *Parmelia glabratula*, *A. Cetrariae* Kotte mit *Cetraria glauca*, *A. caerulescens* Kotte mit *Parmelia conspersa*, *A. Parmeliarum* (Smflt) mit *Parmelia saxatilis*.

Da Kotte für den *A. Cetrariae* (S. 83 u. Abb. 1) eine üppige Gallenbildung an der *Cetraria glauca* nachwies, so braucht eine solche nicht mehr als Zeichen eines echten Parasitismus aufgefaßt zu werden. Hier geht Gallenbildung mit Parasymbiose Hand in Hand.

3) Ich erinnere an die beachtenswerten Fälle von Teilnahme des Parasymbionten an Soredien- und Isidienbildung der Flechten, wie sie Kotte gegeben hat (*Abrothallus Peyritschii* in Soredien von *Cetraria caperata*, S. 79 und *A. glabratulae* in Isidien von *Parmelia glabratula*, S. 82). Über Gallenbildung durch Parasymbiose s. S. 394.

Ich selbst habe eine Reihe von wenig oder überhaupt noch nicht untersuchten Objekten dieses Gebietes genauer angesehen. Wenn ich aus diesen Beobachtungen im folgenden die an einem altbekannten und die an einem unbeschriebenen Objekte heraushebe, so geschieht das in der Meinung, daß beide Beispiele Wert für die Auffassung der Biologie der ganzen Gruppe haben.

1. *Phacopsis vulpina* Tul.

Phacopsis vulpina ist von L.-R. Tulasne 1852 als neue Art einer neuen Gattung aufgestellt und den Arthonieen eingereiht worden[1]). Hiernach hat dann Rehm die Art (als einzige) unter seine Discomyceten aufgenommen[2]). Beider Autoren Beschreibung

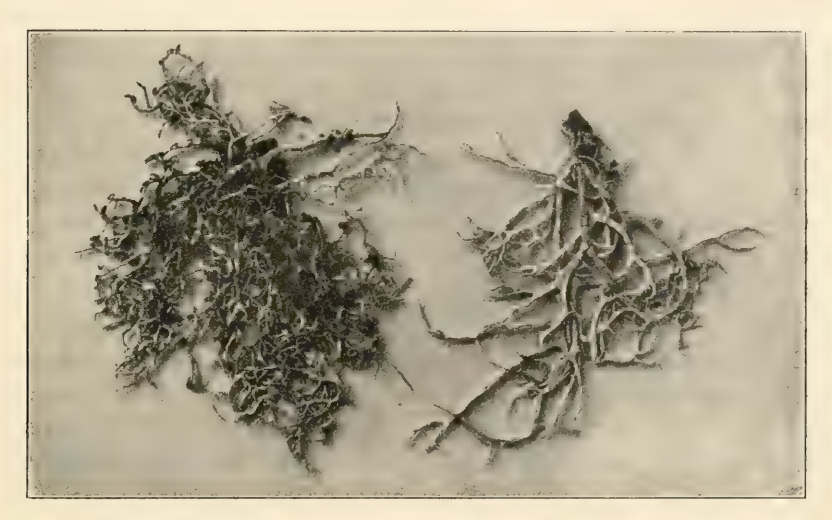


Fig. 1. *Evernia vulpina* mit (links) und ohne *Phacopsis*.

und Angaben stimmen überein. Der Pilz wurde auf *Evernia vulpina* (L.) von der Rinde alter Lärchen in den Alpen gefunden. Makroskopisch sichtbar werden die Fruchtkörper des Pilzes, die als schwarze Polster dem schwefelgelben Thallus der Flechte deutlich aufsitzen. Schon Tulasne gibt aber an, daß der Pilz in und unter der Rinde der Flechte wachse, bis er diese durchbricht. Er bezeichnet die *Phacopsis vulpina* deshalb als Parasiten, Rehm, der offenbar nur makroskopisch Exemplare angesehen hat, gibt

1) Mémoire sur les Lichens. Ann. d. scienc. nat., 3. Sér., Botanique, t. XVII, 126, 1852.

2) Rabenhorsts Kryptogamenflora, 2. Aufl., 1. Bd., III. Abt., 419 f., 1896.

hiernach an: „die Flechte kränkelt sichtlich unter der Entwicklung des Parasiten“, eine Erscheinung, die ich ebenfalls durch zwei Exemplare von gleicher Herkunft im Bilde belegen kann (s. Textfig. 1). Es fällt dabei ins Auge, daß die Verzweigung der befallenen *Evernia* reicher und krauser zu werden scheint, was man fast als eine Gallenbildung bezeichnen könnte. Die Stärke der entwickelten Äste des Thallus ist bei den normalen Exemplaren im Bilde nur scheinbar größer, weil die Pflanze lockerer ist. Die Gesamtfärbung erscheint nicht nur bei dem gesunden Individuum gelber, bei dem kranken mehr grün wegen der vielen Unterbrechungen durch die schwarzen Flecke, sondern ist tatsächlich auch im einzelnen weniger intensiv gelb an den letzteren.

Wenn auch die beiden zitierten Autoren die Natur des Pilzes als eines Parasiten in seinem Hervorbrechen aus dem Inneren der *Evernia* sogar einen Schritt der Entwicklung richtig angegeben haben, so erschien bei genauerer Beobachtung des Objekts doch noch allerlei Wichtiges in den Angaben lückenhaft und der Erforschung wert. Insbesondere interessierte mich die nähere Einsicht in die Ernährungsbeziehungen der beiden Pilze zueinander, zugleich auch die fortschreitende Entwicklung der *Phacopsis* in der *Evernia* bis zur Fruchtbildung und nach Möglichkeit von der Infektion der Flechte an.

Zur Untersuchung der *Phacopsis* diente mir Material, das der verstorbene Professor W. Zopf in den bayrischen Alpen gesammelt und schon vor zwei Jahren mir überlassen hatte. Ich bettete Stücke des *Evernia*-Thallus, an denen der Pilz makroskopisch stellenweise zu sehen war, in Paraffin ein und stellte Schnitte von 5—10 μ Dicke her. Diese wurden zur Auffindung des Pilzes im Wirtsthallus mit alkoholischer Jodlösung gefärbt. Bei Jodzusatz pflegt nämlich der Pilz eine charakteristische Blaufärbung aller Hyphen zu zeigen. Nach Analogie mit ähnlichen Fällen könnte man das als Isolicheninreaktion bezeichnen, jedoch ist das belanglos, auch keine innerhalb nah verwandter Objekte stetig wiederkehrende, also systematisch wertvolle, wohl aber für die einzelne Art spezifische Reaktion[1]).

---

1) Die gleiche Eigenschaft besitzt z. B. *Abrothallus Peyritschii* Kotte in *Cetraria caperata* (L.) Wainio und *A. caerulescens* Kotte in *Parmelia conspersa* (Ehrh.), vgl. Kotte, J., Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). Centralbl. f. Bakteriologie usw., 1909, 2. Abt., Bd. 24, S. 76 u. 86.

Bisweilen bedarf der Eintritt dieser Reaktion einer langwirkenden Behandlung mit Jod. Soweit Fruchtkörper (*Ascus*-Früchte) vorhanden sind, finden sich dann auf den Schnitten noch die Schläuche entsendenden Hyphenzonen in der ja häufig dort begegnenden Weise spangrün gefärbt.

Sämtliche Schnitte wurden dann vorteilhaft in Milchsäure gebracht und beobachtet[1]).

Auch Tulasne hat seine Schnitte mit Jod behandelt und spricht von einer blauen Farbe, die an dem Parenchym der braunen Knoten auf *Evernia* zu beobachten sei[2]). Damit beschreibt er aber nur das Hypothecium, für das seine Angabe völlig zutrifft. Die Hyphen selbst hat er nicht erkannt, gibt er doch das Fehlen eines eigentlichen Thallus („thallus proprius nullus, a. a. O., 124) als Charakteristikum der Gattung an. Trotzdem ist die Blaufärbug der eingedrungenen Hyphen des Pilzes auch an seinen Schnitten zu erkennen gewesen, nur hat er wunderlicherweise aus dieser auffallenden Reaktion einzelner Hyphen keinen entsprechenden Schluß gezogen[3]), sondern das Verhalten diesem Teil des Flechtengewebes zugeschrieben. Rehms Angaben gehen über Tulasne nicht hinaus.

Betrachten wir zunächst einen Schnitt durch einen stark verpilzten *Evernia*-Ast in der Querrichtung. Entsprechend der an solchen Stellen schon makroskopisch wahrnehmbaren wulstigen, meist einseitigen Auftreibung des stengelartigen Flechtenthallus erscheint der Umriß des Querschnittes auf der einen Seite stark ausgebaucht. Fast stets liegt auffallenderweise die Besiedelung der *Evernia* einseitig, stark und gleichmäßig von Pilzhyphen erfüllte Querschnitte sind mir nicht begegnet. Die meisten den Pilz so zeigenden Schnitte weisen auch zugleich seine Ascuslager auf. Diese liegen in einer mehr bräunlichen Schicht, aus der die Asci selbst mit hellblauer bis spangrüner Farbe hervortreten. Wo die *Asci* noch nicht frei an der Oberfläche des *Evernia*-Astes liegen, da bedeckt die ganze Protuberanz des Flechtenthallus ein im Querschnitt sehr dunkelbraunes massiges Gewebe, in dem wenig

1) Vgl. meine Mitteilung über die Verwendung von Milchsäure zur Beschleunigung und Verbesserung gewisser Jodreaktionen. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1910, XXVII, 366.

2) A. a. O., S. 126: „. . . e parenchymate denso sordide fusco, amyloideo (iode adfuso statim coeruleato) . . . constat."

3) A. a. O., S. 127: „Parenchyma plantae hospitalis corneum *Phacopsi* suppositum similiter caerulescit cum iodis vires in eo periclitemur".

Struktureinzelheiten mehr zu erkennen sind (vgl. Taf. III, Fig. 2, 4 und zur Erklärung weiter unten).

Durch die Blaufärbung mit Jod hebt sich sofort eine Schicht als Hauptsitz der *Phacopsis* heraus, die der Gonidienschicht an gesunden Stellen von *Evernia* entsprechende Zone zwischen Mark und Rinde. Im Mark finden sich hier und da nach der Mitte zu abnehmend einzelne blaue Hyphen, in der Rinde sehr wenige. Ihr festes Gefüge ermöglicht ein Eindringen wohl schwer.

Das wesentliche Moment bildet das Vorkommen in der Gonidienschicht. An den üppig von *Phacopsis* durchsetzten Stellen scheinen die Gonidien der *Evernia* fast zu fehlen. Hier und da erscheinen an den lockereren Stellen des Thallus noch Nester von in Teilungsstadien begriffenen, zu viert zusammen gelegenen oder schon voneinander getrennten Algen. Fast stets sind sie in ihrer Hülle stark gallertig (s. Taf. III, Fig. 3). Nester wie einzelne Gonidien sind von den *Phacopsis*-Hyphen völlig und allein umschlossen. *Evernia*-Hyphen sind nirgends an solchen Stellen zu erkennen. Sie würden sich auch, abgesehen von der Färbung mit Jod, nachweisen lassen durch ihre Form, wofür andere Stellen deutliche Belege bieten. Es sind das die Partien, wo die Masse der blauen Hyphen in der Gonidienschicht abnimmt, also auf dem Querschnitt gegen den seitlichen Rand des von *Phacopsis* gebildeten Wulstes hin. Hier nehmen die blauen Hyphen im Wulste ab, da, wo dieser an den unveränderten *Evernia*-Thallus stößt, aber wieder zu (Taf. III, Fig. 2). Sie drängen sich gegen die unberührten Gonidien hin. Es gibt also eine Zone, wo *Phacopsis*- und *Evernia*-Hyphen gleichzeitig um den Algen sind. Beide umspinnen, d. h. die *Phacopsis*-Hyphen erscheinen später und verdrängen mit ihrer Zunahme die *Evernia*-Hyphen. Glatterer Wuchs, seltenere und deutlichere Querwandbildung zeichnen diese vor den torulösen, gedrungenen und mit deutlichen Wänden versehenen *Phacopsis*-Zellen aus (vgl. Taf. III, Fig. 3). Hinsichtlich der Algenzone dieser Partien muß bemerkt werden, daß in der vom Gros der Hyphen des einwandernden Pilzes erreichten Region eine deutliche Vermehrung der Algenzellen zu konstatieren ist. In den benachbarten Geweben der Flechten ist hinsichtlich Rinde wieder deutlich, daß dort der Pilz nicht vordringt, im Mark dagegen greifen auch hier einzelne Hyphen von blauer Farbe über und schlingen sich zwischen die Flechtenhyphen hinein. Dies letztere bestätigen und erläutern auch Längsschnitte (vgl. Taf. III, Fig. 1).

Hier treten die *Phacopsis*-Hyphen besonders deutlich zwischen den schmalen und englumigen Markhyphen hervor. Gelegentlich werden verbindende Querfäden gegen die Gonidienschicht hin sichtbar. Im allgemeinen sind aber die dort vorhandenen Pilzhyphen weiter im Längsverlauf der *Evernia*-Äste vorgeschritten als im Mark, in dem sie demnach erst sekundär auftreten.

Fragen wir uns nach dem physiologischen Verhältnis zwischen *Phacopsis* und *Evernia*, vor allem ihren ernährungsphysiologischen Beziehungen, so müssen wir Entwicklung in ihren Stadien und Endresultat unterscheiden. Erstere lassen sich vom frühesten Anfang an nicht verfolgen, weil wir über die Art der Infektion der Flechten mit dem Pilze keinen genauen Anhalt haben.

Das früheste, was wir finden, ist das Auftreten von *Phacopsis*-Hyphen in der Gonidienschicht. Hier lebt der Pilz anscheinend so wie ein Flechtenpilz, umspinnt die Algenzellen und dringt in ihrem Bereiche weiter vor. Wo er sich den Gonidien nähert, teilen sich diese zunächst reger, als sie es in ihrer natürlichen Gemeinschaft mit dem Flechtenpilz zu tun pflegen. Offenbar wirkt der fremde Pilz oder ein von ihm ausgeschiedener Stoff als Reiz, seine chemisch wesentliche Differenz vom *Evernia*-Pilz wird ja auch aus der Reaktion mit Jod ersichtlich. Je mehr indessen die *Phacopsis* in die Gonidienschicht vordringt, desto mehr ändert sich das Zahlenverhältnis der Bestandteile. Die *Phacopsis*-Hyphen umspinnen die Algen so reichlich, daß bald die *Evernia*-Hyphen unsichtbar werden. Ob sie, von den Gonidien abgedrängt, an Nahrungsmangel zugrunde gehen (richtiger gesagt am Mangel der ihnen vermutlich von den Gonidien gelieferten Stoffe, die wir nicht genau kennen!), oder ob sie von *Phacopsis* selbst angegriffen werden, läßt sich nicht entscheiden. Nach ihnen tritt aber vielfach auch die Alge unter dem immer kräftigeren Auftreten des Einwanderers zurück. Vereinzelt halten sich kleine Nester von Gonidien mit stark verdickten Gallerthüllen, auch vereinzelte Exemplare mit ähnlichem Verhalten, besonders da, wo der Pilz nicht allzu sehr dominiert (vgl. Taf. III, Fig. 3). Im großen und ganzen füllt *Phacopsis* allein die ehemalige Gonidienschicht der *Evernia* aus.

Daß dabei die größten Störungen im Zusammenhang des *Evernia*-Thallus nicht ausbleiben können, ist klar: vor allem wird die Rinde getrennt von dem Mark, und dies äußert sich charakteristisch in ihrem Brüchigwerden, Absterben und Durchbrochenwerden vom Pilz. Ihre Gesamtmasse, vorher wegen des festen

Gefüges dem fremden Pilz kaum zugänglich, degeneriert, zerfällt und färbt sich unansehnlich braun bis grau. Nun dringt der Pilz auch in diese Masse weiter vor. Einerseits leistet sie ihm rein physikalisch keinen Widerstand mehr, d. h. die Fruchtkörper der *Phacopsis* brechen durch die Rinde der *Evernia*, anderseits dringt der Pilz auch mit diesen in der Rindenmasse vor, er wird hier zum mindesten Saprophyt.

Durch ein besonderes Moment endlich läßt sich auch die angedeutete Wanderung der *Phacopsis* in der Gonidienschicht, ihre vorwiegende Inanspruchnahme unter den Elementen der Flechte usw., noch vollends erhärten. Es fanden sich Stellen der *Evernia* mit deutlichen Spermogonien (Pykniden); diese lagen in der üblichen Weise tiefer eingesenkt als die Gonidienschicht, die somit an ihrer Stelle unterbrochen war (vgl. Taf. III, Fig. 4). Hier ließ sich nun beobachten, daß nicht nur diese Organe völlig intakt geblieben waren, sondern es traten auch unter ihnen nicht mehr *Phacopsis*-Hyphen hervor als sonst in den entsprechend tief belegenen, gonidienfreien (Mark-)Partien. Ebenso fanden sich unmittelbar daneben, in Höhe der Gonidienschicht, also am Rande des *Phacopsis*-Vorkommens mehr Gonidien als sonst. Mit der Begrenzung der Algenschicht, soweit sie lokal durch eine besondere Anlage wie die gegeben ist, endet das üppige Vorkommen der *Phacopsis*, die Pykniden werden nicht zerstört.

Daß die an sich in die Rinde eingesenkten Spermogonien nicht zur Abstoßung durch die *Phacopsis* gelangen, wie die anderen Rindenteile, hat seinen Grund eben in der geringeren Ausdehnung des Pilzes unter den Früchten. Aus dem gleichen Grunde fehlt übrigens natürlich auch die Schlauchschicht der *Phacopsis* an der Stelle des Spermogoniums. Auch diese erfährt eine Unterbrechung.

Die vielfach vorhandenen reich sorediösen und teilweise mit *Phacopsis*-Früchten besetzten Thalluspartien weckten die Vermutung, daß ähnlich, wie dies Kotte (S. 79) für den Abrothallus auf *Cetraria caperata* nachgewiesen hat, auch hier vielleicht die Sorale den Pilz enthielten und so zur Verbreitung beitragen können. Das hat sich bestätigt. Es finden sich auf Mikrotomschnitten nach Jodfärbung leicht Stellen, wo ungefärbte und gebläute Hyphen an Soredien teilhaben, wo also die Soredien beim Auswachsen den fremden Pilz mitnehmen. An Gesamtmenge treten indessen die Teile der *Phacopsis* in den sorediösen Partien des Thallus der *Evernia* zurück hinter denen der Flechte selbst und im Vergleich

mit anderen Regionen. Es wird der Anschein erweckt, als träte die größere Üppigkeit der Algen in den (feuchteren!) Soralteilen und die stärkere Gleichmäßigkeit im Nebeneinander von Flechtenpilz und Alge hier und da der Ausbreitung von *Phacopsis* hindernd entgegen. Hier werden die Algen eben nicht so leicht unterdrückt, hier ist die Konkurrenz der *Phacopsis*-Hyphen mit denen der *Evernia* nicht nur auf die eine Schicht beschränkt wie anderwärts, deshalb steht der Eindringling hinter dem *Evernia*-Pilz zurück.

Für ein anderes dagegen sind die servediösen Partien wesentlich: gelegentlich zeigte sich eine relativ starke Ausdehnung der blauen Hyphen oben auf dem Soral und zugleich eine nicht entsprechend üppige Verbindung mit den *Phacopsis*-Teilen im Mark der gleichen Stelle. Es wäre denkbar, daß hier der Pilz die Sorale durchquert und draußen — konkurrenzlos — sich üppiger entwickelt habe. Das ist unwahrscheinlich, weil wir ja sehen, daß er für üppige Entwicklung sich an die *Evernia*-Algen zu halten pflegt. Denken wir aber daran, daß in sorediösen Partien von Flechten nicht selten sich andere Pilze ansiedeln — gerade an der *Evernia vulpina* finde ich häufig eine andere Art torulösen, braunen Mycels —, so liegt es nahe, zu vermuten, daß auch hier die *Phacopsis* in die Flechte eindringt, daß die Sporen aus den Schlauchfrüchten hier keimen und von den Soralen aus den Weg ins Innere der *Evernia* nehmen.

Zusammenfassung.

Phacopsis vulpina auf *Evernia vulpina* besitzt die Fähigkeit, zugleich mit den *Evernia*-Hyphen die Gonidien zu umspinnen. Sie bevorzugt bei ihrem Vordringen in der Flechte sogar die Gonidienschicht und regt die Algen dort zu lebhafter Entwicklung an. Wenn sie dann in dieser Zone stärker zunimmt, so verdrängt sie die *Evernia*-Hyphen und veranlaßt vielfach auch später Absterben der Gonidien. Wo die Flechtenrinde durch dies Überhandnehmen der *Phacopsis* von dem lockeren *Evernia*-Mycel abgetrennt ist, wird sie abgängig und von der *Phacopsis* durchbrochen. Im Mark der Flechte breiten sich die *Phacopsis*-Hyphen viel weniger aus, ebenso sind sie offenbar nicht imstande, die gesunde Rinde anzugreifen, sie bleiben auch anderen gonidienfreien Teilen — Spermogonien und ihrer Umgebung — fast völlig fern, finden sich dagegen auch in den Soralen, durch die vielleicht ein Eindringen erfolgt. *Phacopsis* zeigt sich demnach erst als Parasymbiont, dann als Parasit und trägt morphologisch betrachtet den Charakter als Flechtenpilz.

2. *Karschia destructans mihi*[1]).

Auf Lärchenborke fand sich der Pilz in auffallender Vereinigung mit *Chaenotheca chrysocephala* (Turn.) Th. Fr. Die Flechte

1) Das Material dieses merkwürdigen Objektes wurde von Zahlbruckner August 1897 im Jagelgraben bei Gutenstein in Nieder-Österreich gefunden und dem verstorbenen Kenner der Flechtenparasiten, Zopf, zur Untersuchung überlassen. Beide waren der Ansicht, daß eine neue Art der Gattung *Karschia* vorliege. Die nähere Untersuchung schob Zopf indessen hinaus. 1908 übergab er mir, als ich mich mit ähnlichen Dingen zu beschäftigen begann, auch den Zahlbrucknerschen Fund. In Anbetracht des hervorragenden Interesses, das dieser Pilz als biologische Eigentümlichkeit (weit mehr denn als neue Art) für mich bei der näheren Kenntnis gewann, habe ich besonderen Grund, beiden Herren dankbar zu sein.

Systematisch ist Folgendes zu bemerken: Die Gattung *Karschia* (Koerber 1865) ist unter den Discomyceten, *Patellariae, Didymosporae* eingereiht neben *Abrothallus*. Sie zeichnet sich durch dickes, gefärbtes Hypothecium, frei sitzende runde, schüsselförmige Apothecien und zweizellige, gefärbte Sporen aus. Alle Charaktere sind an unserem Material deutlich (vgl. Rehm, S. 345; Saccardo, VIII, 779). Von den bisher gegebenen Diagnosen der *Karschia*-Arten paßt keine völlig auf das Objekt. Am nächsten stehen: 1. *Karschia allothallina* (Nyl.) Rehm (351), hat aber größere Schläuche und wesentlich größere Sporen, die außerdem zweireihig liegen sollen; 2. *K. perexigua* Bomm. et Rouss. (Saccardo X, 56), bei der zwar die Dimensionen aller Teile etwa stimmen, aber die Sporen nicht eingeschnürt sein sollen; 3. *K. impressa* Ell. & Ev. (Saccardo XIV, 820), deren Sporen wesentlich breiter scheinen, nicht eingeschnürt sind und wo die Apothecien gleichzeitig *applanata* und *globosa* sind!

Alle bei Rehm aufgeführten nichtparasitischen *Karschia*-Arten sind mit viel größeren Sporen versehen, unter den parasitischen findet sich keine, die so große Apothecien mit so kleinen Sporen zeigte.

Sehr nahe steht in vielen Charakteren die bei Rehm (S. 358) von *Karschia* auszuschließende (Flechte) *Buellia Schäreri* de Not., die zudem auf Coniferenrinden und in den Alpen vorkommt. Die Form und Entwicklung der Apothecien scheinen indes zu differieren. *B. Schäreri* soll erst flache, dann gewölbte Apothecien haben. Dadurch unterscheidet sie sich (wie mir auch die bei Rehm zitierten Exsikkaten von Arnold, Rabenhorst, Hepp und Zwackh zeigten) deutlich von unserem Objekte. Auch das Aussehen des sterilen Thallus ist verschieden genug.

Ich muß die *Karschia* als neue Art ansehen und gebe ihr mit Rücksicht auf das eigentümliche biologische Verhalten den Namen *K. destructans*. Die Diagnose (vgl. dazu Taf. III, Fig. 8 u. 9) lautet:

Karschia destructans Tobler 1910.

Thallus globatim congestus, frutescens saepius nullus. Ascomata ab initio libera, solitaria, subtus convexa, centro affixa, forma saepe rotunda, vetera interdum mucronata, colore nigrescentia glabraque, primitus prope clausa vel globosa, dein margine distincto cupuliformia, postremo applanata, minus distincte marginata, usque ad 0,75 mm diam. Asci clavati, apice obtusati, basi attenuati, 6—8 spori, 40 ad 6—8 μ, paraphysibus densis, septatis, apice in capitis formam dilatatis, ramatis, in massam gelatinosam coalitis. Hypothecium crassum, brunneum. Sporidia constricto - 1 - septata, haud raro aliquantulum

zeigte ihre körnig-klumpigen gelben Lager verstreut in wechselnder Dichte, an einigen Stellen auch mit den schwarzgestielten Apothecien versehen. An anderen Stellen ließen sich, mit bloßem Auge eben sichtbar, schwarze Pünktchen bemerken, die bei geringer Vergrößerung als wulstig-klumpige Häufchen von matter bis schwach glänzender schwarzer Farbe sich meist auf den *Chaenotheca*-Lagern abheben. Meist gleichzeitig mehreren von deren Klümpchen, in der dazwischen gebildeten Einsenkung, aufliegend, doch auch, falls einzelnen Häufchen aufsitzend, in grubiger Vertiefung, bedecken diese Pilzlager stets einen Teil der Flechten. Nur seine isoliert und ohne sichtbares Lager erscheinenden Apothecien stehen ganz nackt unmittelbar auf der Borkenoberfläche. Als einzige Ausnahme in dieser Beziehung fand ich ein seitlich einem Apothecienstiel von *Chaenotheca* und einem kleinen Flechtenthallusrest ansitzendes Apothecium des Pilzes (vgl. Taf. III, Fig. 5).

Mikrotomschnitte durch Stückchen von Flechte mit Pilz zeigten zunächst auf das deutlichste, daß 1. die kleineren Exemplare des Pilzes weniger tief in die *Chaenotheca* eingesenkt erschienen, und 2. daß die mittleren Teile des Pilzlagers tiefer in die Flechte eindringen als die Ränder. Daraus ergibt sich mit Notwendigkeit, daß der Pilz sich oben auf der Flechte ansiedelt, allmählich und zwar mit der Mitte am kräftigsten in den Flechtenthallus vordringt. Da er in den älteren (mittleren) Teilen dauernd an Umfang resp. Tiefe zunimmt, am Rande oben aber sich auch verbreitert, so behält sein Gesamtkörper mehr oder weniger die Gestalt eines eingesenkten Keiles. Die Schnitte durch die größeren Exemplare zeigen sofort, daß dieser sich zuletzt bis auf das Substrat der Flechte hinunter, ja in dieses hinein erstreckt (vgl. Taf. III, Fig. 6 und 7).

Wenn die *Karschia* demnach allmählich ihr Wachstum durch den Flechtenthallus herunter erstreckt, so bedarf das dabei vorliegende Verhältnis von Pilz zu Flechte der Beachtung. Relativ

---

protenta, primitus hyalina, dein brunnea (saepe altera cellularum non ad iustam perfectionem pervenit) rarius distincte disticha, 6—9 ad 2,5—4 μ. Iodi viribus ascoma totum coerulescit.

Hab. Sterilis (semper ut videtur) in thallo *Chaenothecae chrysocephalae*, cuius gonidiis primum interdum apposita mox algas hyphasque destruit, sic per lichenis thallum usque ad ei suppositum Laricis corticem descendit. Quo intrans *Chaenothecae* thallo devorato fructificit. In loco qui vocatur „Jagelgraben" prope Gutenstein (Austriae inferioris) collecta a Dr. A. Zahlbruckner anno 1897. Das vorhandene Material habe ich mitgeteilt an die Herbarien von Wien, Berlin und Münster.

junge, fast flach oberflächlich liegende Stadien zeigen schon deutlich, wie unter dem Pilz die Flechtengonidien schwinden. Und bei dem keilförmigen Zustande etwas fortgeschrittener Entwicklung wird gleichfalls in den Winkeln gegen die untere Spitze der *Karschia* hin, die homöomere Flechte allmählich von Algen freier. In diesen Zonen ist nun auch ein Eindringen der *Karschia*-Hyphen auf einzelne Gonidien hier und da zu sehen, ein Umspinnen, in dem sie sie sich mit den *Chaenotheca*-Hyphen um die Gonidien vereinigen (vgl. Taf. III, Fig. 10). Dennoch ist aber der Kampf schneller als in irgend einem anderen ähnlichen Falle zugunsten der *Karschia* entschieden, die Gonidien gehen zugrunde, die *Chaenotheca*-Hyphen entweder aus Mangel an Gonidien oder direkt durch die der *Karschia* geschädigt, gleichfalls. Daß die Gonidien aber auch in einiger Entfernung von dem eingedrungenen Pilz, soweit es sich um Stellen senkrecht unter ihm handelt, schon verschwinden, das kann seinen Grund nur in einer Beeinflussung durch die *Karschia* haben, die vermutlich den Algen Licht und Luft nimmt. An eine Schädigung durch Ausscheidungen (über die ich nichts aussagen kann) seitens des Pilzes dort zu denken, liegt kein Grund vor. Denn sicher geht der Tod der Gonidien dem der Hyphen voran. So sinkt die *Karschia* unter gleichzeitiger Ausbreitung bis auf die Borke, der die Flechte aufsitzt, herab. Und hier zeigt sich der Pilz in einem ihm gleich zusagenden Element, indem er auch in der Borke vordringt und dort wie ein holzbewohnender (oder auch wie viele Flechtenpilze) sich ausbreitet. Seine Hyphen dringen intensiv auf dem Weg der Spaltung (d. h. in den Mittellamellen der Borkezellwände vor), genau so, wie es übrigens die *Chaenotheca*-Hyphen tun (s. Taf. III, Fig. 7)[1]).

Erst von diesem Moment an scheint der Pilz die Fähigkeit der Fruktifikation zu besitzen (oder stellt diese zugleich das Anzeichen seiner mit Durchdringen resp. Zerstören der *Chaenotheca* beendeten Entwicklung dar?), denn die Apothecien erscheinen dem Substrat direkt aufsizend, bisweilen begleitet von spärlichen, schuppenartigen (dann unter dem Apothecienrand belegenen!) Resten der *Chaenotheca*-Thalli. Hierbei muß ein Fall besonders hervorgehoben werden,

---

1) Vgl. G. Lindau, Lichenologische Untersuchungen I, (Dresden 1895), wo ähnliches Verhalten für eine Reihe anderer Formen konstatiert ist, z. B. *Pyrenula nitida*, Taf. 2, Abb. 4, *Lecanora pallida*, Taf. 2, Abb. 12, *Evernia prunastri*, Taf. 3, Abb. 10 und 11. Auch Lindau beobachtete das intercellulare Vordringen, besonders bei Krustenflechten.

(vgl. Fig. 5 rechts!), in dem das Apothecium der *Karschia* einem völlig intakt entwickelten, aber schon fast seines Thallus beraubten gestielten Apothecium der Flechte ansaß. Ich lege deshalb auf diesen Fund Wert, weil auch daraus geschlossen werden könnte, daß die *Karschia* gerade die gonidienführenden Teile in Angriff nimmt.

Ich kann mich deshalb den schriftlichen Angaben von Zopf (bei dem Material) resp. der darin ausgesprochenen Auffassung der *Karschia* als eines regulären Parasiten nur bedingt anschließen. Der Pilz ist sowohl ein fakultativer Parasit, denn er beeinträchtigt die *Chaenotheca* erheblich, ja tötet sie mindestens teilweise ab, als auch Saprophyt, denn er wächst in der Borke und fruktifiziert auf ihr. Endlich aber spricht nicht nur die bekannte morphologische Parallele[1]), sondern auch die Umspinnung von Gonidien (unbeschadet ihrer Abtötung auf direktem oder indirektem Wege) für die Flechtenpilznatur des Objektes und darum also für das Vorliegen einer Parasymbiose. In morphologischer Hinsicht ist dabei die Parallele oder biologische Verwandtschaft mit dem Pilz der *Chaenotheca* bemerkenswert. Auch dieser zeigt — wie viele Pilze homöomerer Flechten — bei weitem keine so innige und auffallende Vereinigung mit den Algen wie das Schema der Flechten es wünscht. Vielmehr besteht die in gewisser Beziehung bemerkbare Beschränkung der Algen auf eine Schicht (Gonidienschicht im Gegensatz zu Mark) eigentlich nur darin, daß bei zunehmender Höhe des Thallus die Gonidien unten absterben[2]). Mag das bedingt sein, wovon es will, Parasitismus vorliegen oder nicht, sicher verschwinden allmählich die Gonidien, auch in ihren Resten aus dem „Mark“. Das Vorkommen nur vereinzelter Gonidien in dieser Partie in mehr oder weniger desorganisiertem Zustand, läßt auch den *Chaenotheca*-Pilz als Saprophyten erscheinen, in durchaus mit der *Karschia* vergleichbarer Weise. Übrigens ist auch der Übergang von Parasymbiose zu Parasaprophytismus (wie man das Verhalten benennen könnte) einmal von Elenkin[3]) angedeutet worden.

1) *Karschia* Körber entspricht der Flechtengattung *Buellia* De Not. Vgl. Rehm, S. 345, Anm.

2) Elenkin (Zwei russische Arbeiten über die „Theorie des Endosaprophytismus der Flechten“, 1902, deutsches Resümee, sonst alles russisch) hat Beobachtungen ähnlicher Art in sicher zu weit gehender Weise verallgemeinert.

3) A. Elenkin, Les Lichens facultatifs (russ. Publikation mit französ. Resümee) 1901. Es handelt sich dort um *Trematosphaeriopsis Parmeliana* (sp. nov. Jacz.) Elenkin auf *Parmelia molliuscula* Ach. var. *vagans* Nyl.; von der letzteren liegen im Bereich der Parasymbionten auch schon tote Gonidien.

Zusammenfassung.

Karschia destructans ist in sterilem Zustande mit dem Thallus der auf Lärchenborke aufsitzenden *Chaenotheca chrysocephala* aufsitzend gefunden. Der Pilz siedelt sich oberflächlich auf der Flechte an, sinkt mit fortschreitendem Wachstum aber stetig tiefer in deren Thallus ein. Schließlich erstreckt sich der Pilzkörper bis auf die Unterlage der Flechte und dringt in die Borke selbst ein. Das Eindringen des Pilzes ist ein Verdrängen der Flechtenteile, die unter dem Pilzlager zugrunde gehen. Es schwinden zuerst schon auf gewisse Entfernung die Algen, dann die Flechtenhyphen, doch werden am Rande bisweilen Algen vorübergehend umsponnen. Der Pilz wäre in diesen Stadien also sowohl als Parasymbiont, wie Parasit der Flechte aufzufassen. Später aber gestaltet er sein Leben völlig zum Saprophytismus um, indem er, sobald er sie in vertikaler Richtung erreicht, in die Borke eindringt. Erst wenn er den Thallus der Flechte auch seitlich aufgezehrt hat, also lediglich Borke bewohnender Saprophyt ist, fruktifiziert er. Dagegen beginnt der Lebenslauf der *Karschia* an dem vorliegenden Material stets in Verbindung mit (meist auf, seltener seitlich an) der Flechte.

3. Systematische Kontroversen, biologisch gelöst.

Die beiden biologisch ausführlicher geschilderten Beispiele lassen erkennen, daß es in der Lebensweise der gewöhnlich als Flechtenparasiten genannten Pilze keine scharfe Trennung zwischen Parasiten, Parasymbionten und Saprophyten gibt, daß ein Objekt alle drei Lebensweisen in seinem Entwicklungsgang vereinigen kann. Mit einer auch anderweitig nachgewiesenen und sonst noch nachweisbaren größeren Verbreitung der Parasymbiose unter den „Flechtenparasiten“ wird aber zugleich die Grenze zwischen Flechten und den parallel gehenden Pilzgattungen aufs neue verwischt. Es gibt Ascomyceten, die nur gelegentlich Flechtenpilzcharakter zeigen, zu anderen Zeiten aber Parasiten und Saprophyten sein können.

Es ist eine nicht ganz leichte Arbeit, die einzelnen „Flechtenparasiten“ auf ihre Ernährungsform, soweit sie sich aus den anatomischen Bildern entnehmen läßt, nachzuprüfen. Ich bin sicher, daß die Zahl der dauernden oder gelegentlichen Parasymbionten oder Saprophyten unter den als Parasiten gehenden noch beträchtlich größer ist, als wir zurzeit wissen. Weitere Arbeit wird das

zeigen. Ich vermute dabei, daß man, um reichlicher Übergänge in biologischer Hinsicht zu bekommen, die thallodisch niederen Formen untersuchen müßte, also etwa die homöomeren und unberindeten. Denn ohne Zweifel dürfte deren Organisation die Infektion nnd ein Leben zu dritt erleichtern. Es ist deshalb nicht ganz belanglos, daß bei derartigen Formen die bekannten Flechtenparasiten erstens zahlreich sind und zweitens unter ihnen sich viele spezifische der betreffenden Formen finden.

Baeomyces (Sphyridium) weist schon nach Zopf (I, S. 360) 13 Parasiten auf, darunter übrigens 5 *Karschia*-Arten und davon mehrere, nur in diesem Vorkommen bekannte. Wenn man nun bei diesen wenig umfangreichen und niedrig organisierten Objekten sich vorstellt, daß im Flechtenthallus irgendwie der von außen hinzugekommene Pilz den Flechtenpilz bei den Gonidien verdrängt, sei es als Parasit oder als Parasymbiont und allgemein oder lokal (was bei dem feinbröckligen Thallus eines *Sphyridium roseum* z. B. wenig Unterschied macht), so muß ein derartiges späteres Stadium, aufgefunden und untersucht, notwendig den Eindruck einer Flechte machen, die der Pilzgattung des betreffenden Eindringlings parallel geht. In der Tat sind nun bei den Flechten resp. Flechtenparasiten manche Kontroversen, die auf diesem Wege ihre Lösung finden dürften.

Ein erstes Beispiel bildet das bei Rehm (S. 350) als *Karschia scabrosa* (Ach.) Rehm bezeichnete Objekt. Rehm beschreibt den Pilz schon etwas merkwürdig, wenn er die Apothecien einem grüngelben „Thallus“ aufsitzen läßt, ohne nachher bei dem Schluß der Beschreibung (auf *Sphyridium* usw.) hinzuzufügen oder erkennen zu lassen, ob dieser grüngelbe Thallus dem *Sphyridium* angehört. Eine Anmerkung berichtet dann unter Zitierung von Th. Fries u. a. über die Schwierigkeit und schließt: „Müßte des Thallus wegen als Flechte erachtet werden (also ist der grüngelbe Thallus nach Rehm der der *Karschia!* T.), wenn nicht schon Branth und danach Th. Fries nachgewiesen hätten, daß nur der Pilz die Farbe des *Sphyridium*-Thallus verändert (auch als Varietät beschrieben, was Rehm näher ausführt! T.) und ohne eigene Gonidien sei. Th. Fries sagt richtig: una alterave species plantae nutrientis thallum adeo mutavit, ut ipsa videtur proprio praedita thallo“. Dieses Objekt existiert nun in verschiedenen Exsikkaten. Ich habe davon zwei (als parasitische Flechten gehende) untersucht, die Arnold Lichenes exsiccati unter N. 97 u. 97 b herausgegeben hat. Die beiden

Stücke (*Buellia scabrosa* [Ach.] Mass.) unterscheiden sich dadurch, daß das eine auf *Sphyridium fungiforme* Fr., das andere auf *Sphyridium placophyllum* sitzt. Letzteres hat einen ziemlich massigen Thallus, so daß der Habitus etwa der der *Karschia destructans* auf *Chaenotheca chrysocephala* ist, das andere ist fast staubartig zart. Im letzteren Falle ist eine Farbveränderung des *Sphyridium* durch die schwärzlichen Pilzhäufchen vom Gelbgrünen ins Graugrüne wohl zu sehen, soweit überhaupt etwas zu sehen ist. Die mikroskopische Untersuchung zeigt nun, daß die *Karschia* auf dem *Sphyridium placophyllum* wenig eingesenkt liegt, aber aus dem Hypothecium verzweigte vielfach bräunliche Hyphen entsendet, die die Gonidien vielfach umspinnen. Daneben sind aber die *Sphyridium*-Hyphen vorhanden. Eine Beeinflussung des *Sphyridium* scheint nicht wesentlich stattzufinden. Der Pilz ist Parasymbiont. Anders das Objekt auf dem *Sphyridium fungiforme*, wo der Pilz stärker eingesenkt liegt, die Gonidien der Flechte nur wenig umspinnt, dagegen die *Sphyridium*-Hyphen zerstört. Die Farbe des Flechtenthallus schwindet, auch die Algen gehen sicher teilweise zugrunde. Hier liegt Parasymbiose und vor allem Parasitismus, vielleicht schon Saprophytismus vor.

Wenn wir nun die verschiedenartigen Angaben über das Objekt, die Bezeichnung als Flechte, Pilz, als Parasit usw. uns durch verschiedenartiges Material, verschiedene Stadien im Verhältnis der *Karschia* zum *Sphyridium* und seinen Komponenten verursacht, vorstellen, so muß im Grunde allen Autoren recht gegeben werden, wenn sie ihr Material sachgemäß untersucht haben.

Auf die gleiche Weise dürfte vielleicht sich auch die einmal gefundene *Karschia Sphyridii*, die Rehm nennt, als Flechtenpilz herausstellen.

Und endlich dürfte auch ein viel behandeltes Objekt ehrenvollen Abzug aus dem Kampf erhalten: *Arthrorrhaphis flavovirescens* (Born.) T. Fries. Dies wurde wiederholt von den Flechten zu den Pilzen und zurück versetzt. Stein (S. 181) erwähnt den Organismus als eine auf nackter Erde vorkommende Flechte mit körnigem, oft staubartig aufgelöstem Krustenthallus. Nach Normann u. Fries (dort zitiert) soll aber ein Pilz auf *Sphyridium byssoides* vorliegen und durch diesen der Thallus der Flechte *Sphyridium* eigentümlich umgewandelt sein. Im Gegensatz hierzu will Stein das Vorliegen von Parasitismus einer Flechte auf

einer anderen annehmen, eben weil er das Objekt sicher auch auf nackter Erde kennt. Ich habe zu dieser Frage mich (1907) geäußert und durch Untersuchung von sieben verschiedenen Materialproben (darunter solche von Fries, Lahm, Anzi u. a., auch frisches von Lahms Standorten) zu zeigen versucht, daß es sich nur um einen, und zwar in typischer Weise Algen in seinem Thallus umsponnen beherbergenden Pilz, d. h. also, wirklich um eine Flechte handelt. Ich weiß nicht, ob Fries oder Stein Materialien, bei denen sie ihre Zweifel äußerten, in ausreichender Weise untersucht haben. An solchem Material, wie es Fries wenigstens teilweise vorgelegen haben dürfte, müßte ein wirklicher Flechtenthallus und ein Pilz vorhanden gewesen sein. Im Hinblick auf die Parasymbiose wäre an solchem Material die Frage von höchstem Interesse, ob etwa die Alge von beiden Pilzen umsponnen wird. Sicher hat Stein auf eine derartige Beobachtung seine Auffassung der Sachlage nicht gegründet. Er macht gar nicht den Versuch eines Beweises. Auch hätte die angedeutete entscheidende Möglichkeit einem Gegner der Schwendenerschen Flechtentheorie nichts gesagt. Dagegen gibt Fries (zitiert bei Stein) an, daß die Hyphen des Pilzes *Arthrorraphis* die Hyphen der Mutterpflanze (= *Sphyridium*) zerstören, nicht aber die Gonidien. Es wäre wohl denkbar, daß Fries Objekte mit Parasymbiose vor sich gehabt hätte, ohne zu ihrem vollen Verständnis gelangen zu können. Wäre dem so, so stellte der beschriebene Fall ein besonders reichliches Gemisch von Lebensmöglichkeiten und Gemeinschaften dar. Es lägen dann zwei, und zwar morphologisch tiefstehende Flechtensymbiosen vor, *Sphyridium* und *Arthrorraphis* auf Erde. Dem Pilz der letzteren Flechte käme aber außerdem die Fähigkeit zu, über die Flechte *Sphyridium* als Parasit herzufallen, und, da deren Gonidien den seinen artgleich sind, in diesem Fall vom Parasiten zum Parasymbionten zu werden. Doch scheint dieses Verhalten entweder nur gelegentlich oder lokal beschränkt vorzukommen. In einer solchen biologischen Auffassung, die nach Analogie der *Karschia*-Arten für *Mycobacidia* viel wahrscheinliches hat, aber an dem historischen Material nicht mehr festgestellt werden kann, sind alle vorliegenden Behauptungen über das Verhalten des Pilzes zur Flechte vereinigt. Schwierigkeiten bleiben zu überwinden — für die Systematik![1])

1) Ich bin erst zu spät darauf aufmerksam geworden, daß eine Adoption der Gonidien des *Sphyridium* durch die *Arthorraphis*-Hyphen, sowie ein analoges Verhalten

Zusammenfassung.

Es gibt Pilze, die insofern Flechtenpilze sind, als sie Algen umspinnen, ohne sie in allen Fällen damit zu töten, die aber auch parasitisch und saprophytisch auf Flechten oder anderem Substrat erscheinen können. Von dessen Beschaffenheit hängt bisweilen sicher die Natur der Pilze (ob Flechtenpilz, Parasit, Saprophyt) ab. Soweit Flechten selbst das Substrat sind, erweist sich deren Natur resp. morphologisches Verhalten als ausschlaggebend für den Punkt, auf dem der Wettstreit des sekundären und des primären Pilzes stehen bleibt.

Phylogenetische Bedeutung dürften nur die Objekte haben, die im Besitz einer derartigen wandelbaren Biologie wie die hier genannten *Karschia*-Arten und zugleich mit parallelen Flechtenarten vergleichbar sind. Ich verzichte vorläufig auf weiteres in dieser Richtung, bemerke nur, daß ein Verschwinden der charakteristischen Färbung einer Flechte unter dem Einfluß eines Parasymbionten kein Zeichen von Schädigung zu sein braucht. Es ist, nachdem ich (II) gezeigt habe, daß die charakteristischen Stoffwechselprodukte der Flechten der Vereinigung von Pilz und Alge bestimmter Arten ihren Ursprung verdanken, gar nichts anderes zu erwarten. Damit muß ich auch die Verallgemeinerung der Theorie des Endosaprophytismus von Elenkin, an die sonst einzelnes bei mir erinnert, schon hier ablehnen.

Literatur-Verzeichnis. zu I.

Elenkin, A., I. Les lichens facultatifs (russisch mit franz. Res.), 1901. Wo? (nur russisch).

— II. Zur Frage der Theorie des Endosaprophytismus der Flechten (russisch mit deutsch. Res.), 1902. Wo? (nur russisch).

Kotte, J., Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). Münstersche Diss. 1909 (auch Bakt. Centralbl., Abt. II. Bd. 24).

Lindau, G., Lichenologische Untersuchungen. H. 1: Über Wachstum und Anheftungsweise der Rindenflechten. Dresden 1895.

Rehm, H., Ascomyceten. Pilze 1, III in Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, 2. Aufl., 1896,

Saccardo, P. A., Sylloge Fungorum, Bd. VIII, 1889.

Stein, B., Flechten (in Cohns Kryptogamen-Flora von Schlesien, II, 2, Breslau 1879).

Tobler, F., I. Kritische Bemerkung über *Raphiospora, Arthrorraphis, Mycobacidia.* Hedwigia, 47, 1907.

— II. Siehe hinter der 2. Abh.

---

bei *Buellia scabrosa,* schon bei Fünfstück, a. a. O., S. 16 erwähnt ist. Ich kann also nur für die Begründung der Verschiebung des Verhältnisses von Pilz zu Flechte Originalität beanspruchen.

Tobler, F., III. Mitteilung über die Verwendung von Milchsäure zur Beschleunigung und Verbesserung gewisser Jodreaktionen. Zschr. f. wiss. Mikroskopie, 27, 1910, S. 366.
Tulasne, L.-R., Memoire sur les Lichens. Ann. des sciences natur., 3. sér., Botanique, t. 126, 1852.
Zopf, W., I. Übersicht der auf Flechten schmarotzenden Pilze. Hedwigia, 35, 1896.
— II. Über Nebensymbiose (Parasymbiose). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 15, 1897.
— III. Untersuchungen über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten. 1. Abh., Nova Acta d. K. Leop. Carol. Akad. d. Naturf., 70, 1897.
— IV. Dass., 2. Abh., ebenda 1898.

II. Die Entwicklung der *Cladonia*-Soredien.

Meine früheren mit Rücksicht auf die Bildung spezifischer Stoffwechselprodukte angestellten Kulturversuche mit Flechtenpilzen und Flechtenalgen hatten mir gezeigt, daß es besonderer Konstellationen äußerer Bedingungen bedarf, um eine Flechte entstehen zu lassen[1]). Die Möglichkeit einer langdauernden Vegetation von Pilz und zugehöriger Alge ohne Eintritt der eigentlichen Flechtenbildung neben- (ja auf- und an-) einander legte die Frage nahe, die Fälle, wo typisch aus einem formlosen Konglomerat der Flechtenkomponenten ein Thallus entstehen kann, nämlich die Entwicklung der Soredien, zu verfolgen.

1. Kulturversuche mit Soredien.

Ich wählte als Untersuchungsmaterial einige reichlich Soredien bildende *Cladonia*-Arten, vor allem *Cladonia glauca* Flke und *squamosa* (Scop.) Hoffm., von denen ich genügende Mengen besten und einheitlichen Materiales vom Kehnmoor bei Zwischenahn i. O. der Güte des Herrn H. Sandstede verdankte. Durch vorsichtiges Abstreichen der etwas trocken gewordenen Stämmchen konnten mit Leichtigkeit Haufen von Soredien abgestäubt werden. Bisweilen fielen dabei auch einzelne trocknere Astspitzen mit ab. Diese sind an sich so entwicklungsfähig wie die Soredien oder Isidien, aber jederzeit leicht zu unterscheiden von diesen und deshalb nicht störend.

a) Die Vorstadien. Als Substrat für die *Cladonia*-Soredien diente mir feine Erde in Blumentöpfen. Um aber das Aufkommen einer reichlichen Vegetation zu erleichtern, empfahl es sich, diese

1) F. Tobler, Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909, S. 421.

Erde wenigstens oberflächlich zu sterilisieren. Ich tat das z. T. durch Einbringen der gefüllten Töpfe in den Dampftopf auf etwa $^3/_4$ Stunde, z. T. auch durch Übergießen der Oberfläche mit kochendem Wasser, zu mehreren Malen an mehreren Tagen. Die letzte — an sich weniger vollständig sterilisierende — Methode hatte den Vorzug, daß sie eine Art Krustenbildung auf der Erdoberfläche zur Folge hatte. Diese Krusten an den Rändern etwaiger Unebenheiten waren offenbar für die Thalli besonders günstige Ansiedelungsstellen.

Die Erde wurde mit Soredien so reichlich bestäubt, daß der Anflug schon mit bloßem Auge zu sehen war. Ein Anfeuchten mit sterilem Wasser geschah nur so oft, daß ein völliges Vertrocknen der Erde verhindert wurde.

Cladonia glauca bildete in 6—8 Wochen deutlich grüne Überzüge, die im vierten Monat zuerst untersucht wurden und sich als so gut wie rein erwiesen. Von einer wirklichen Lagerbildung war aber nirgends etwas zu sehen. Das Aussehen der Objekte war vielmehr ein klumpig-gallertiges, indem meist mehrere Soredien zusammenlagen, verklebten und verwuchsen. Die Farbe wechselte: auf den eingesunkenen Mittelpartien, die jedenfalls feuchter waren, erschien sie mehr grün, gelblicher bis weiß mehr zum Rande und fast rein weiß am Rande des Topfes selbst. Daß auch die rein weißen Klümpchen dem *Cladonia*-Pilz angehörten, bewies nicht nur die Ähnlichkeit in Form und Konsistenz mit den grünen Klümpchen, sondern auch die mikroskopische Betrachtung der charakteristischen Hyphen. Die gelblicheren Massen enthielten einige Algen, die grünen zeigten das Bild stark vergrößerter und vielfach nachweislich zusammengewachsener Soredien. Es fanden sich auch gelbgrüne Häufchen, aus denen der Pilz mit rein weißer Farbe allein hervorbrach. Die Oberfläche dieser Gebilde war lebhaft bewegt, schwellend und frisch. Aus dem an verschiedenen „Standorten" auf der Erdoberfläche vorhandenen und aus Feuchtigkeitsdifferenzen zu erklärenden Modifikationen in der Entwicklung war zu schließen, daß auch das Hervorwuchern des Pilzes einer eingetretenen Feuchtigkeitsveränderung zuzuschreiben war. Wie empfindlich übrigens diese Pflänzchen gegen Austrocknen waren, zeigte sich bei der Untersuchung oft genug in dem stark veränderten Aussehen. In weniger als einer Stunde schrumpften solche Pilz-Algenhäufchen oft auf die Hälfte des Volumens zusammen. Das Aussehen der gallertig-gewölbten Häufchen veränderte sich so stark zu einer kleinkörnigen, krausen Beschaffenheit der Oberfläche, daß man die Gebilde nicht als dieselben würde wiedererkannt haben.

Eine andere Gruppe von Kulturen wurden (ähnlich meinen früheren nach Stahls Angaben) auf Tontellerchen ausgeführt. Diese wurden samt einer sie aufnehmenden Glasschale, Glasscheibe usw. sterilisiert. Dann wurde nach Aufbringen der Soredien die Glasschale niedrig mit Wasser soweit gefüllt, daß der Tonboden stets vollgesaugt war. Wohl infolge des starken Luftabschlusses gedieh in dem feuchten Raum auf dem Teller anfangs eine üppige Schimmelpilzvegetation. Ich gab nach einigen Monaten die Kulturen schon verloren und unterließ die weitere Anfeuchtung. Als ich sie aber nach einer Pause von etwa zwei Monaten wieder aufnahm, entwickelten sich doch noch einige Klümpchen, ähnlich den Soredien auf Erde. Auch hier war das quantitative Verhältnis von Pilz und Alge ganz ungleich. Neben rein weißen (Pilz-)Häufchen entwickelten sich gleichmäßig grüne und grünweiß gefleckte. Alles war dem Verhalten auf Erde gleich. Nur blieb im Laufe der weiteren Entwicklung der Pilz hier zurück. In 6—8 Wochen nach dem Sichtbarwerden des Wachstums war an den reinen Pilzmycelien kein Zuwachs und an den mit Algen versehenen kein Aussprossen der Hyphen zu erkennen. Nur einzeln traten solche aus den äußerst kompakt bleibenden Soredienknäueln hervor. Erst einen Monat später erscheinen beide Flechtenkomponenten in Zunahme, neben- und auch aufeinander, ohne Flechtenthalli zu bilden. Die Soredien haben sich ziemlich alle aufgelöst, aber trotz Entwicklung der Teile ist keine Flechte entstanden. Im ganzen ist die Entwicklung noch langsamer als auf Erde.

Endlich sei auch noch der Versuche gedacht, eine Entwicklung der Soredien im Hängetropfen zu erzielen. Sie hielten sich in sterilem Erdaufguß bei den nötigen Vorsichtsmaßregeln gegen Infektion beinahe ein halbes Jahr. Anfangs war keine Entwicklung zu bemerken. Lediglich die Farbe nahm an Lebhaftigkeit in den ersten Wochen zu. Nach einem Vierteljahr waren die Algenhaufen wesentlich vergrößert, aber auch die Hyphen sproßten allseitig strahlig aus den Ballen heraus. Offenbar ist (wie bei der Art der Kultur natürlich) zuerst die Alge zu kräftigerer Entwicklung gelangt, hat aber in einem späteren Stadium den Pilz im Wachstum gefördert, wie ich ein analoges Verhalten bei den Regenerationsbeobachtungen früher hinsichtlich bestimmter Elemente gefunden habe[1]). Damit stimmt auch das weitere Befinden der

1) Tobler, a. a. O., S. 426.

Objekte gut überein: die Sorediénhaufen lösen sich auch hier auf, doch sichtlich auf Veranlassung der Alge, die bei späterer Beobachtung frei gelegen viele kleine kuglige Zellen zeigte. (Ich kann, da Pausen in der Beobachtung dazwischen lagen, nicht angeben, ob diese Abkömmlinge der Gonidien Aplanosporen oder bewegliche Zustände gewesen waren. Beides wäre für *Chlorococcum humicola*, den sog. *Cystococcus*, den *Cladonia glauca* enthält, möglich[1]). Auf diese Weise liegen die Hyphen nun viel freier und werden nur noch gelegentlich den neuen Algenzellen angeschmiegt gefunden. Der Pilz bleibt jetzt in der Entwicklung zurück.

Auf künstlichem festem Nährboden, wie Bierwürze und Erdagar und Gelatine habe ich nie Soredien ziehen können, weil stets überreich Infektionen aus dem Soredienstaub auftraten.

b) Die Thallusbildung habe ich in den Erdkulturen, den bestgelungenen aller Versuche, nach 6—9 Monaten endlich erhalten. Aus grünlichen, gut entwickelten Häufchen von Pilz und Alge, die jedes aus mehr als einem Soredium stammen dürften, entstanden Thallusanfänge in Gestalt gelbgrüner Gebilde. Die veränderte Färbung zeigte sich hervorgerufen durch ein oberflächliches Festerwerden der Pilzhyphen und ein Einsinken der Gonidien. Damit sind die Vorbedingungen zur Weiterentwicklung des laubigen *Cladonia*-Lagers gegeben. Anfänglich erschienen solche Bildungen nur vereinzelt, allmählich aber weit verbreitet auf der Topfoberfläche. In im übrigen unveränderter Kultur erfolgte nach so langer (rund dreivierteljähriger) Entwicklung eine Entscheidung über den Charakter der Gemeinschaft von Pilz und Alge.

c) Isidienartige Teile. Die Entwicklung von isidienartigen Elementen ließ sich an *Cladonia squamosa* gut verfolgen. Als von Stämmchen dieser Art, die einige Monate bereits im (kalten) Zimmer gewesen waren, zur Gewinnung von Soredienaussaaten (wie oben) auf Erde, die Stammoberflächen vorsichtig abgestreift wurden, enthielt das abfallende Pulver von den stärker beblätterten Stämmchen auch reichlich neben den Soredien kleine Laubfetzchen, Stammstückchen usw. Während bei *Cladonia glauca* früher anfangs keine wesentliche Entwicklung zu erkennen war, zeigten sich hier nach

---

1) Vgl. Fünfstück, Flechten in Engler-Prantl I, 1*, S. 14. Zahlbruckner, Flechten, systematischer Teil (Engler-Prantl I, 1*, S. 143) gibt versehentlich *Pleurococcus*-Gonidien für *Cladonia* an.

einigen Tagen schon unter etwa gleichen Bedingungen viel Pilzanflüge, die ein sehr feines Netz über die Erdoberfläche zogen. Es erwies sich, daß diese Mycelien ihren Ursprung aus den Rändern und Bruchstellen der Thallusfetzen nahmen, auch die Unterseiten der blattartigen Stücke waren reichlich ausgewachsen, die Oberseiten dagegen fast unverändert. Bezüglich dieser ist das Verhalten offenbar dasselbe, wie es früher die Regenerationsversuche an *Xanthoria* zeigten, lockere und gonidienhaltige Partien gingen in der Entwicklung voran. Es ist übrigens möglich, daß das Zurückbleiben der Algen dem starken Austrocknen des verwendeten Materiales zuzuschreiben ist.

d) Über die Austrocknungsfähigkeit der Soredien sind folgende Beobachtungen gemacht worden. Von *Cladonia (glauca* und besonders *squamosa)*-Stämmchen, die 5 Monate trocken im kalten Zimmer gelegen hatten (ca. 10° C.), sproßten noch reichlich die Soredien aus. Nach wenigen Tagen war an den Kanten und Ecken ein flaumig vordringendes Mycel zu erkennen. Die Algen erwiesen sich aber zum Teil schon als vertrocknet und die Entwicklung stockte deshalb oft nach kurzer Zeit. Andere dagegen waren entwicklungsfähig geblieben und gediehen auch nach der halbjährigen Trockenheitsperiode völlig normal.

e) Feststellung der auf Pilz und auf Alge im einzelnen günstig oder ungünstig wirkenden Faktoren wäre natürlich erwünscht. Doch setzen die an sich schon so sehr lang dauernden Kulturen und ihr häufiges Mißlingen Schwierigkeiten. Es zeigte sich aber durch Beobachtung von auf der Erdoberfläche stets entstandenen, im Feuchtigkeitsgehalt differierenden Lokalitäten, daß ohne einen auf der Erde bemerkbaren Grad von Feuchtigkeit die Entwicklung stockt, ja daß bei einem auch nur eben beginnenden Körnigwerden der Oberfläche die Vorstadien der Lager stark kollabieren (s. o. S. 410), daß ferner an dauernd feuchteren Orten die Alge, nach ihnen aber auch der Pilz, also die Gesamtentwicklung begünstigt sind. Hier tritt gerade auch die Trennung von beiden Komponenten trotz guter Entwicklung beider am ehesten hervor.

Dunkelheit hemmt die Entwicklung der Algen, kann aber eine Zeitlang die des Pilzes bei genügender Feuchtigkeit gestatten, vielleicht fördern, wenigstens wiesen dunkel angesetzte Kulturen

1) Vgl. Tobler, a. a. O., S. 426.

von *Cladonia squamosa*-Soredien auf einige Wochen lediglich aussprossende und zwar auffallend weit über die Erdoberfläche verbreitete Pilzhyphen auf. Als sie in etwa 1—2 Monaten verschwanden, war von Algen nichts zu bemerken. Auch später, wieder am Lichte, blieb die Entwicklung erloschen. Es ist möglich, hier an einen Saprophytismus des Pilzes auf den Soredienalgen zu denken.

2. Natürliches Vorkommen sich entwickelnder Soredien.

Es lag nahe, die in Kulturen gewonnenen Resultate mit der Natur zu vergleichen. Besaßen sie irgend welche Bedeutung, so mußte auch im Freien sich Analoges vorfinden. Es ist bekannt, daß sorediöse Anflüge (Lepra, früher Lepraria u. dgl.) über einen niederen Grad der Entwicklung vielfach nicht hinaus gelangen, d. h. auf dem Stadium des laubartigen Thallus (höchstens) stehen bleiben und jedenfalls nie die meist erst mit der Fruktifikation erscheinenden Artcharaktere erkennen lassen[1]). Besonders massenhaft trifft das auf Cladonien zu, denen an Baumstümpfen, Wegrändern in Wald und Heide ein hervorragender Anteil der Besiedelung zukommt. Da ihre Verbreitung durch Soredien die hauptsächlichste sein dürfte, wie schon öfter angegeben wurde[2]), so mußte in Cladonienanflügen das Bild meiner Kulturen auf Erde wiedererwartet werden. Das ist in der Tat der Fall.

Unter solchen grünlichgrauen Flechtenanflügen z. B. in der Nähe von *Cladonia (Cladina) silvestris* am Rande eines Heideweges bemerkte man[3]) des öfteren neben verschiedenen Stufen gelungener Soredientwicklung, ja Thallusbildung auch verfärbte mißlungene Stadien, sowohl fast oder ganz rein weiße Pilzklümpchen (durch Hyphencharakter als Flechtenpilz, durch Ballenform als sorediöser Abstammung gekennzeichnet), als auch stärker ergrünte

1) Vgl. Branth, a. a. O., S. 168.

2) Branth, a. a. O., S. 168 u. Krabbe (Entwicklungsgeschichte u. Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*, Leipzig 1891, S. 19) gibt sogar an, daß die Thallusentwicklung in der Natur stets von Soredien ausgehe. Er betrachtet in vielen Fällen (erloschener Ascussporenbildung) die Soredien als die einzig mögliche Vermehrungsweise. Krabbe schildert in einem Satz die Thallusbildung von Soredien aus, der aber nur als Mutmaßung ausgesprochen ist, jedenfalls nicht dem von mir Beobachteten entspricht.

3) Am besten im stereoskopischen Mikroskop mit auffallendem Licht.

mit oberflächlich sitzenden Algen. Außerdem sind daneben auch allenthalben verwachsende und verwachsene Soredien vorhanden (vgl. Taf. III, Fig. 11).

Geht man nun den Anflügen an sichtlich abweichende und für die normale Lagerentwicklung ungeeignete Standorte und Winkelchen nach, etwa in benachbarte Moosräschen, Erdlöcher, Astwinkel u. dgl. hinein, so überwiegen die mangelhaften Exemplare. In kleinen (feucht-dunklen?) Löchern bildete der Pilz wohl auch ein Luftmycel, während die Farbe stets heller wurde, d. h. die Algen zurücktraten. Wenigstens war am Lichte die Gesamtfärbung grüner.

Es liegen nach allen Beobachtungen die Verhältnisse wohl also nicht ganz so einfach, wie es Branth (a. a. O., S. 167) darstellt. Es läßt sich nicht generell behaupten[1]), daß die starke Feuchtigkeit den Pilz vernichtet (man denke an die Hängetropfenkulturen!) und ebensowenig ist die undeutlich ausgesprochene Annahme eines Reizes, den die Hyphen auf die Algen ausüben, völlig bewiesen[2]). Auf die bei Branth, mit Bezug auf Nilson[3]) erwogene Auffassung der Soredien als zufälliger, abnormer Zustände will ich hier nicht weiter eingehen. Das häufige mangelhafte Gedeihen derselben, vor allem die daneben beobachteten Entwicklungen von Bruchstücken verschiedener Art (die ich isidienartig nannte) als einer Parallele, ließen sich wohl in dem angedeuteten Sinne verwerten. Auch das Verhalten der isolierten und auf feuchter Erde kultivierten Soredien mit dem Freiwerden der Algen stimmt mit Nilsons[3]) Annahmen überein.

---

1) Stahl hat (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, II, Über die Bedeutung der Hymenialgonidien, 1877, S. 19) beobachtet, daß anhaltende übermäßige Feuchtigkeit eine abnorme Anschwellung der Hyphen zeitigt, sowie, daß dann Rindenzellen auswachsen können.

2) Branth schreibt (a. a. O., S. 167), die relative Größe der Gonidien gegenüber den freilebenden Algen teils einem Reiz der Hyphen, teils dem Schutz gegen Austrocknen zu. „I Vand" fährt er fort, „ødelaegges Lavsvampens Hyfer totalt ved Maceration, saa at Algerne bliver fri. Fugtig Luft bringer Hyferne i en sygelig Tilstand, saa at de fra at vaere en ansporende Pirring (d. i. Reiz) for Algerne, kommer til at virke paa disse saaledes som i Soredierne, nemlig haemmende og svaekkende".

3) Nilson, B., Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten (Bot. Notiser 1903), besonders S. 14 ff. Nilsons biologische Angaben sind immerhin beachtenswert, trotzdem er leider auf Ausführlichkeit verzichtet, ja unbegreiflicherweise dies betont (S. 19). Seine Mitteilung über *Cladonia* ist übrigens schon bei Krabbe gegeben, dessen Arbeit ihm wohl entgangen ist.

Zusammenfassung.

Wie Kulturen und freies Vorkommen zeigen, entwickeln sich *Cladonia*-Soredien, vielfach zu mehreren verwachsend, sehr langsam und zeigen wesentliche Zunahme beider Komponenten, ehe sie später unter Zurücktreten der Alge in die Lagerbildung übergehen. Viele Soredien finden hierfür nur schwer die offenbar sehr spezialisierten optimalen Bedingungen und schwanken deshalb bei ihrer Entwicklung zwischen einem Übergewicht des Pilzes und einem solchen der Alge lange Zeit hin und her. Von einseitig wirkenden Faktoren ist Dunkelheit als den Pilz gegenüber der Alge fördernd, stärkere Feuchtigkeit namentlich für Anfangsstadien die Gesamtentwicklung hebend (vielleicht weil den Algen dienlich) erkannt. Die Soredien sind etwa ein halbes Jahr gegen Trockenheit ziemlich resistent, ohne die Entwicklungsfähigkeit zu verlieren, wo dies geschieht, leiden die Algen zuerst.

Literatur-Verzeichnis zu II.

Branth, J. S. D., Soredium, Lepra, Isidium. Botan. Tidskrift, 29, 1909, S. 167.

Fünfstück, M., Lichenes (Flechten) A. Allgemeiner Teil. Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien I, 1*.

Krabbe, G., Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig 1891.

Nilson, B., Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten. Botan. Notiser, 1903.

Stahl, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten II. Über die Bedeutung der Hymenialgonidien. Leipzig 1877.

Tobler, F., II Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909, S. 421.

Zahlbruckner, A., *Lichenes* (Flechten) B. Spezieller Teil. Engler-Prantl, Nat. Pfanzenfamilien I, 1*.

Erklärung der Tafel-Figuren.

Tafel III.

Fig. 1. *Phacopsis vulpina*, Parasymbiont in *Evernia vulpina*. Nach mit Jod gefärbtem Präparat (*Phacopsis*-Hyphen blau). Links Gonidienschicht, rechts Mark im Längsschnitt. Vergr. 490.

Fig. 2. Wie vor. Rechts der Flechtenthallus noch nicht infiziert; links *Phacopsis* bereits mit herausgetretenem *Ascus*-Lager. Auf diesem die abgestorbene Flechtenrinde. Die Hyphen der *Phacopsis* nähern sich den u. l. vermehrten Gonidien. Nach mit Jod gefärbtem Präparat; etwas schematisiert. Vergr. 100.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.

Fig. 3. *Phacopsis*-Hyphen um *Evernia*-Algen. Diese mit starker Vergallertung. Nach mit Jod gefärbtem Präparat. Flechtenhyphen fortgelassen. Vergr. 490.

Fig. 4. *Phacopsis*-Hymenium, durch *Evernia*-Spermogonium unterbrochen. Abnahme der *Phacopsis*-Hyphen mit Unterbrechung der Gonidienschicht. Flechtenhyphen fortgelassen. Nach mit Jod gefärbtem Präparat. Etwas schematisiert. Vergr. 100.

Fig. 5. *Karschia destructans*, steril auf *Chaenotheca chrysocephala;* fertil auf *Larix*-Borke. Rechts ein *Karschia*-Apothecium an einem fertilen Flechtenthallusrest. Vergr. etwa 20.

Fig. 6. *Karschia* auf *Chaenotheca*, darunter die *Larix*-Borke. Verteilung der Algen. Flechtenhyphen fortgelassen und etwas schematisiert. Vergr. 80.

Fig. 7. Wie vor., aber älter. *Karschia* bis auf die Borke herabgesunken. Flechtenhyphen fortgelassen. Etwas schematisiert. Vergr. 80.

Fig. 8. Ascus und Paraphysen von *Karschia destructans*. Vergr. ca. 750.

Fig. 9. Ascussporen von *Karschia destructans*. Vergr. 800.

Fig. 10. Rand der *Karschia* über *Chaenotheca*, bereits bis zur Borke durchgedrungen. Algen von links teilweise umsponnen. Vergr. 190.

Fig. 11. *Cladonia*-Soredien aus der Natur. Verwachsend. Vergr. 490.

Münster (Westf.), Botan. Inst. d. Univ., 12. 11. 10.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band XLIX.

Untersuchungen über die chemotaktische Reizbarkeit der Zoosporen von Chytridiaceen und Saprolegniaceen.

Von

Fritz Müller.

Einleitung.

Schon ehe Pfeffer[1]) seine grundlegenden Untersuchungen über die Chemotaxis der Farn-Spermatozoiden im Jahre 1884 veröffentlichte, waren in der Literatur Angaben vorhanden, die darauf hindeuteten, daß chemische Stoffe einen räumlich orientierenden Reiz auf freibewegliche Organismen auszuüben imstande seien. So beobachteten schon Ehrenberg[2]) und später Cohn[3]) Ansammlungen von Bakterien um bestimmte Substrate herum. Man erklärte sich dieses Verhalten als ein Drängen dieser Organismen nach Nahrungsstoffen.

Der erste, der auf die tiefere Bedeutung dieser fundamentalen Erscheinung hinwies und den Weg zu ihrer Erkenntnis anbahnte, war Engelmann[4]). 1881 publizierte er seine wichtigen Untersuchungen über die Chemotaxis gewisser Bakterienformen und Infusorien gegen Sauerstoffquellen, die in Form von Luftblasen oder

1) W. Pfeffer, Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize, 1884, Bd. 1, S. 367 u. Bd. 2, S. 654 u. Ber. d. Bot. Gesellsch., 1883, S. 524.

2) Ehrenberg, Die Infusionstiere als vollkommene Organismen, 1838, S. 80.

3) Cohn, Untersuchungen über Bakterien. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1872, Bd. 1, Heft 2, S. 142.

4) W. Engelmann, Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung tierischer und pflanzlicher Organismen. Botan. Zeitung, 1881, S. 440; Pflügers Archiv f. Physiologie, 1881, Bd. 25, S. 285, u. 1881, Bd. 26, S. 541.

Chlorophyll haltigen, assimilierenden Mikroorganismen gegeben sein können.

Aber die Mannigfaltigkeit und Gesetzmäßigkeit der chemotaktischen Reizbewegungen wies erst Pfeffer[1]) nach, dessen Methodik[2]) für alle folgenden chemotaktischen Studien vorbildlich wurde. Die Arbeiten Pfeffers beziehen sich hauptsächlich auf die Spermatozoiden verschiedener Archegoniaten, insbesondere der Farne, ferner auf eine größere Zahl von Bakterien, Flagellaten, Volvocineen und die Gameten zweier Chlorophyceen. Diese Untersuchungen hatten nicht nur die Präzisierung der chemotaktisch wirksamen Stoffe zum Ziele, sondern beschäftigten sich auch mit der Frage, wie die chemotaktischen Ansammlungen zustande kommen[3]). Bekanntlich sind die Samenfäden der Farne das klassische Objekt für die zu topo-chemotaktischen Reaktionen befähigten Mikroorganismen geworden.

Fast zu gleicher Zeit mit diesen Veröffentlichungen war eine Arbeit Stahls[4]) erschienen, in der er zeigte, daß die Plasmodien der Myxomyceten durch Lohedekokt zu chemotaktischen Reizbewegungen veranlaßt werden.

Im Anschluß an die Pfefferschen Untersuchungen entwickelte sich eine sehr umfangreiche Literatur über die Chemotaxis der freibeweglichen Organismen. Es sei im Folgenden nur kurz auf einige wichtigere Arbeiten hingewiesen.

Nach Stange[5]) werden die Myxamöben durch einige organische Säuren chemotaktisch gereizt, während er für die Zoosporen von *Saprolegnia* in der Phosphorsäure und ihren Salzen gute Reizstoffe entdeckte[6]). Für die meisten Bakterien wurden Pepton und Kaliumsalze als sehr wirksame Reizmittel erkannt[7]).

Besonders hervorheben möchte ich die interessanten Untersuchungen Rotherts[8]), in denen er die physiologische Qualität der Chemotaxis der Bakterien einer eingehenden Betrachtung unter-

1) W. Pfeffer, a. a. O., Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten u. Volvocineen, 1888, Bd. 2, S. 582 u. Bd. 1, S. 363.

2) W. Pfeffer, a. a. O., Bd. 2, S. 584 u. Bd. 1, S. 367.

3) W. Pfeffer, a. a. O., Bd. 1, S. 373.

4) E. Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Botan. Zeitung, 1884, S. 163.

5) B. Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen. Botan. Zeitg., 1890, S. 155.

6) A. a. O., S. 125.

7) W. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 2, S. 607, 1888.

8) W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen, Flora, Bd. 88, 1901, S. 371.

zieht und auf die prinzipielle Verschiedenheit der schon von Massart[1]) entdeckten Osmotaxis gegenüber der Chemotaxis näher eingeht. Desgleichen gibt uns Kniep[2]) bezüglich der Bakterien wichtige Aufschlüsse über die durch die Kulturbedingungen hervorgerufene Veränderlichkeit ihrer Sensibilität gegen einzelne Reizstoffe, sowie über deren gegenseitiges Verhältnis.

Unsere Kenntnis über die Chemotaxis der Spermatozoiden der Archegoniaten wurde seit Pfeffer erst wieder durch die Arbeiten von Vögler[3]) gefördert, der besonders den Einfluß äußerer Faktoren auf die chemotaktische Reizempfindlichkeit studierte.

Weitere, wichtigere Untersuchungen, die speziell auf diesem Gebiete während der neueren und neuesten Zeit ausgeführt wurden, verdanken wir Buller, Shibata, Lidforss, Bruchmann und Akerman.

Nach Buller[4]) üben verschiedene Stoffe, wie z. B. Kaliumsalze, Phosphate und einige organische Säuren, in relativ hohen Konzentrationen eine mäßig anlockende Wirkung auf die Farnsamenfäden aus.

Während Lidforss[5]) in den Proteinkörpern ausgezeichnete Reizstoffe für die Spermatozoiden der Lebermoose erkannte, präzisierte Shibata[6]) in einer Reihe von Arbeiten die chemotaktisch wirksamen Stoffe der Samenfäden von *Salvinia*, *Isoetes* und *Equisetum*. Er zeigte, daß neben verschiedenen Körpern besonders

1) Massart, Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines, Archives de Biologie, Bd. IX, 1889, p. 529 und La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins, Bulletin de l'Académie Belg., 3. sér., Bd. XXII, p. 152 u. 153, (1891).

2) H. Kniep, Untersuchungen über die Chemotaxis der Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 215.

3) C. Vögler, Beiträge zur Kenntnis der Reizerscheinungen. Botan. Zeitung, 1891, S. 641.

4) R. Buller, Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of ferns. Annals of Botany, Vol. XIV, 1900, p. 543.

5) B. Lidforss, Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 65.

6) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 561. — Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von *Equisetum*. Vorläuf. Mitteil., Sonderabdruck aus The Botanical Magazine, Vol. XIX, No. 223, August 20, 1905. — Weitere Mitteilung über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Sonderabdruck aus The Bot. Mag., Vol. XIX, No. 226, Nov. 20, 1905. — Studien über die Chemotaxis der *Salvinia*-Spermatozoiden. Vorl. Mitteil., Sonderabdruck aus d. gleich. Zeitschr., Vol. XIX, No. 219, April 20, 1905.

dem Äpfelsäureanion ein hervorragender Reizwert auf diese Organismen zuzusprechen sei.

Sehr interessant sind die Untersuchungen Bruchmanns[1]) über die chemotaktischen Reizbewegungen der *Lycopodium*-Spermatozoiden. Sie nehmen insofern eine Sonderstellung ein, als sie sich gegen das Äpfelsäureanion vollkommen indifferent verhalten. Nur die Zitronensäure ist imstande, sie zu chemotaktischen Reizbewegungen zu veranlassen. Desgleichen lassen sich die Samenfäden von *Marsilia* nicht durch Äpfelsäure anlocken. Der spezifische Reizstoff konnte bis jetzt noch nicht ermittelt werden.

Die neueste Arbeit, die sich mit der Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden beschäftigt, stammt von Akerman[2]). Er ergänzte die Resultate Lidforss', indem er die chemotaktische Reizwirkung der $K^{\cdot}$-, $NH_4^{\cdot}$- und $Li^{\cdot}$-Ionen auf diese Samenfäden nachwies.

Infolge dieser zahlreichen Studien sind uns jetzt die spezifischen Reizstoffe für die Spermatozoiden fast aller Archegoniaten bekannt.

Die von Pfeffer zuerst entdeckten, chemotaktischen Beziehungen der Farn-Spermatozoiden zur Eizelle haben bekanntlich in der Organismenwelt mehrfach Analoga gefunden.

So z. B. wirkt bei den Säugetieren, wie Loew[3]) durch Versuche an Ratten, Kaninchen und Hunden nachwies, die Uterusschleimhaut positiv chemotaktisch auf die Spermatozoen.

Wir haben hier Anpassungen der einfachsten Art vor uns, die uns beweisen, welch' ungemein wichtige Rolle die chemotaktischen Reizvorgänge im Getriebe des Lebens spielen.

Weitere wertvolle Untersuchungen über die Chemotaxis auf zoologischem Gebiete verdanken wir Leber, Massart, Buchner, Metschnikoff u. a., die die chemotaktischen Eigenschaften der Leucocyten im Wirbeltierkörper feststellten. Diese Arbeiten haben die Beantwortung der hochwichtigen Frage über die Stellungnahme der Leucocyten in Beziehung zu den Infektionskrankheiten angebahnt.

---

1) H. Bruchmann, Von der Chemotaxis der *Lycopodium*-Spermatozoiden. Flora, 1909, S. 193 u. 197.

2) Ake Akermann, Über die Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden. Zeitschrift f. Botanik, 2. Jahrg., II. Heft, 1910, S. 101 u. 103.

3) Loew, Die Chemotaxis der Spermatozoen im weiblichen Genitaltrakt. Sitzgs.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., mathem.-naturwiss. Kl., Bd. 111, Abt. 3, 1902.

Auch auf zoologisch-entwicklungsgeschichtlichem Gebiete spielt die Chemotaxis der Leucocyten eine große Rolle, wie Kowalevsky[1]) bei Insekten mit rasch verlaufender Metamorphose gezeigt hat.

Somit ist die Chemotaxis als eine Reizerscheinung von außerordentlicher Verbreitung erkannt worden, die von Wichtigkeit sowohl für die einzelligen Organismen als auch für die aus einem Zellstaate sich aufbauenden Individuen ist.

Was unsere Kenntnis über die Chemotaxis der Schwärmzellen der Phycomyceten anbetrifft, so liegen hierüber die ersten Beobachtungen von Pfeffer[2]) vor.

Er konstatierte, daß die Zoosporen von *Saprolegnia ferax* durch Fleischextrakt und die Muskelbündel von Fliegenbeinen energisch angelockt werden. Auf die Anregung Pfeffers hin suchte Stange[3]) die Reizstoffe für verschiedene Saprolegniaceen näher zu ermitteln und fand in der Phosphorsäure und ihren Salzen sehr wirksame Chemotaktika.

Hingegen hat es bis dahin noch niemand unternommen, die Zoosporen der Chytridiaceen auf chemotaktische Reizbewegungen hin zu untersuchen. Wir finden zwar Angaben in der Literatur, die eine chemotaktische Sensibilität dieser Schwärmzellen fast gewiß erscheinen lassen, aber eine Präzisierung der wirksamen Reizstoffe ist bis jetzt noch nicht versucht worden.

So sind nach Rosen[4]) die Schwärmsporen von *Chytridium zygnematis* durch die beim Absterben der *Zygnema*-Zellen entstehenden Zerfallsprodukte chemotaktisch reizbar. Auch Zopf[5]) spricht die Vermutung aus, daß die im Wasser suspendierten Zoosporen gewisser Phycomyceten durch die aus den Pollenkörnern herausdiffundierenden Stoffe chemotaktisch gereizt würden. Auf diese Erscheinung gründete Zopf bekanntlich seine Fangmethode niederer Algenpilze. Desgleichen ist für die auf verschiedenen Saprolegniaceen parasitierenden Chytridien *(Olpidiopsis, Rozella, Woronina* usw.) die Annahme einer chemotaktischen Reizbarkeit ge-

1) Kowalevsky, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887, S. 543.

2) W. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1884, S. 466—467.

3) B. Stange, Über chemotaktische Reizbewegungen. Bot. Zeitung, Bd. 48, 1890, S. 107, 125, 126.

4) Rosen, Beitrag zur Kenntnis der Chytridiaceen, S. 12, 1886.

5) W. Zopf, Über einige, niedere Algenpilze, S. 5, Halle, 1887.

rechtfertigt, denn sie werden nach Fischer[1]) durch ihre Wirtspflanzen deutlich angelockt. Die spezifischen Reizstoffe sind auch hier in keinem Fall ermittelt. Um diese auf reizphysiologischem Gebiete bestehende Lücke auszufüllen, sollen die nachfolgenden Untersuchungen bestimmt sein.

Die Resultate, die meine Studien über die Chemotaxis der Zoosporen von *Rhiz. poll.* zeitigten, ließen vermuten, daß auch die Schwärmzellen der saprophytisch lebenden Saprolegniaceen durch ähnliche oder die gleichen Stoffe zu lokomotorischen Richtungsbewegungen veranlaßt würden. Die Experimente bestätigten diese Vermutung im vollsten Umfange. Aus diesen Gründen wurden die Zoosporen verschiedener Saprolegniaceen mit in den Kreis meiner chemotaktischen Untersuchungen einbezogen.

Kapitel I. Material und seine Kultur.

1. Als Untersuchungsobjekt aus dem Formenkreis der Chytridiaceen diente zunächst das in den Gewässern wohl relativ am häufigsten vorkommende *Rhizophidium pollinis* (A. Braun), welches zuerst von Zopf[2]) entwicklungsgeschichtlich eingehend studiert worden ist. Diesen Pilz isolierte ich mittels der von Zopf[3]) begründeten Pollenmethode. Zu diesem Zweck wurden den Flußläufen und größeren Tümpeln und Teichen der Umgebung Leipzigs Wasserproben von je 1—2 l entnommen und diese wegen der nötigen Sauerstoffzufuhr in unverkorkten Gefäßen in das Laboratorium befördert. Daß aber diese Chytridiacee, wenigstens in der Leipziger Flora, nicht allzu häufig sein kann, geht daraus hervor, daß es mir erst nach vielen Bemühungen gelang, das gewünschte Material in einem großen Tümpel der der Universität Leipzig zugehörigen Besitzung „Oberholz“ zu entdecken. Deshalb diente dieser Standort, der den Pilz stets in ansehnlicher Menge zu enthalten schien, während des ganzen Verlaufes der Untersuchungen als Ausgangspunkt für sämtliche Kulturen von *Rhiz. poll.*

Die Kulturmethode gestaltete sich folgendermaßen. Das absichtlich mit etwas pflanzlichem Detritus vermengte, Schwärmsporen haltige Wasser wurde, um die störenden, größeren Organismen

1) A. Fischer, Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII, 1882, S. 286.

2) A. a. O., S. 6—14.

3) A. a. O., S. 4.

(Daphniden usw.) zu entfernen, durch mittelfeine Gaze filtriert und in flache, je 1/2 l fassende Kristallisierschalen gefüllt.

Die Aussaat des Pollenstaubes erfolgte mit Hilfe eines Spachtels in Form einer dünnen, die Wasseroberfläche gleichmäßig bedeckenden Schicht. Wegen der unbedingt nötigen, reichlichen Sauerstoffzufuhr wurden die Kulturen nur locker mit Fließpapier überdeckt und an einen vor direktem Sonnenlicht geschützten Ort von mittlerer Temperatur (14—18° C.) aufgestellt. Wie wir später noch erörtern werden, ist außerdem die Giftfreiheit der Atmosphäre, vor allem das Fehlen von Kohlenoxyd, eine unerläßliche Bedingung für das Gedeihen der *Rhiz.*-Kulturen.

Der als Nährsubstrat dienende Coniferen-Pollenstaub stammte von verschiedenen *Pinus*-Arten, besonders von *Pinus montana*, ferner von *Pinus silvestris* und *Pinus Pinaster*. Er wurde in vollkommen reifem, gut stäubendem Stadium gesammelt und gewöhnlich im direkten Sonnenlicht scharf getrocknet. Auf diese Weise verhütet man eine Infektion und Zerstörung der Pollenmasse durch Schimmelpilze usw. Diesen so behandelten Pollenstaub hielt ich in gut verschlossenen Glasgefäßen für alle Kulturen bereit.

2 bis 3 Tage nach der ersten Aussaat wurden den Kulturen mittels einer Platinöse verschiedene Proben des Pollenstaubes entnommen und der mikroskopischen Untersuchung unterworfen. Es zeigte sich, daß ungefähr jedes dritte bis vierte Pollenkorn infiziert war. Der kleinere Teil der Sporangien fand sich noch im Stadium der Entwicklung, während der größere Teil von ihnen vollkommen reif oder schon entleert war. Bei genauer Durchmusterung der Präparate konnte regelmäßig konstatiert werden, daß das Aussaatmaterial niemals von fremden, zoosporenbildenden Phycomyceten befallen war, was zu Täuschungen und Fehlerquellen hätte Anlaß geben können. Es bedurfte deshalb zum Zwecke der Reinkulturen von *Rhiz. poll.* keiner weiteren Isolierungsversuche. Da sich die Zahl der freibeweglichen Zoosporen, die nach 2 bis 3-tägiger Kultur zur Entwicklung gekommen waren, für die chemotaktischen Untersuchungen noch als zu gering erwies, was bei ihrer relativ kurzen Schwärmperiode umso störender ins Gewicht fiel, wurde das Pilzmaterial durch Aussaat von neuem Pollenstaub angereichert. Denn dieser wird naturgemäß im Gegensatz zu den ausgelaugten und daher nahrungsärmeren Pollenzellen wesentlich leichter und rascher von den Schwärmsporen des Parasiten befallen. Schon 24 bis 30 Stunden nach der zweiten Aussaat läßt sich konstatieren, daß

infolge der günstigeren Lebensbedingungen eine sehr üppige Vermehrung des Pilzes stattgefunden hat; fast jedes Pollenkorn ist mit mehreren Sporangien behaftet. Da alle möglichen Entwicklungsstadien reichlich vertreten sind, so stehen auf einen Zeitraum von 24 Stunden hin stets Zoosporen in genügender Menge zur Verfügung. Mittels einer Platinöse wurde den Kulturen ein entsprechendes Quantum des infizierten Pollenstaubes entnommen und auf den Objektträger übertragen. Nachdem unter der feuchten Glocke einige Minuten lang die Entleerung weiterer, reifer Zoosporangien abgewartet worden war, konnte zu den chemotaktischen Versuchen übergegangen werden. Die Anwendung von Deckgläschen erfolgte wegen der ungemeinen Empfindlichkeit der Zoosporen gegen Sauerstoffmangel nur in seltenen Fällen, wo es nach Maßgabe des Versuches unbedingt erforderlich erschien.

Um stets frisches Zoosporenmaterial in reichlicher Menge zur Verfügung zu haben, verfuhr ich folgendermaßen. Wenn sich die oben erwähnten Ausgangskulturen im Stadium der lebhaftesten Schwärmerbildung befanden, wurde ein Teil der Kulturflüssigkeit und infizierten Pollenmasse in ein entsprechendes Quantum Leitungswassers (nicht destilliertes Wasser!) übertragen und von neuem mit Pollenstaub beschickt. Nach 24—48 Stunden hatte wieder eine üppige Vermehrung des Pilzes Platz gegriffen, so daß die Zoosporen die Kulturflüssigkeit in großer Menge durcheilten. Zur Züchtung weiterer Kulturen wurde dieses Verfahren zum zweiten Male wiederholt. Eine öftere Wiederholung dieser fortlaufenden Überimpfungsmethode erwies sich infolge der eintretenden Dauersporangienbildung und vor allem wegen der Abnahme der chemotaktischen Reizempfindlichkeit als unratsam. Deshalb mußte nach bestimmten Zeitintervallen stets auf frisch angelegte Kulturen zurückgegriffen werden. Über diese Abstumpfung der chemotaktischen Sensibilität soll in Kap. X noch näheres berichtet werden.

2. Für die Bestimmung von *Rhiz. poll.* ist es unbedingt erforderlich, eine Messung der Schwärmsporen vorzunehmen. Während diese einen Durchmesser von 4—6 μ aufweisen, besitzen die Zoosporen der Spezies *Rhiz. sphaerotheca* nov. spec. (Zopf)[1]) nur einen Durchmesser von 2,5—3 μ. Im übrigen sieht diese Spezies dem *Rhiz. poll.* täuschend ähnlich. Ebenso stimmt der Entwicklungsgang der Sporangien (d = 4—22 μ) vollkommen und der Bau des

1) W. Zopf, Über einige, niedere Algenpilze usw., S. 16, 17 u. S. 8, Anmerk.

Mycels und der Schwärmzellen so gut wie ganz mit dem von *Rhiz. poll.* überein.

Diese kleine Chytridiacee, die ich am Ende meiner Untersuchungen zufällig aus einem Graben des „Connewitzer Holzes" isolierte, wurde von mir in den Kreis der chemotaktischen Studien einbezogen.

Zunächst glaubte ich, besonders kleine Schwärmer von *Rhiz. poll.* vor mir zu haben. Die genauere Bestimmung durch Messung ergab jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit, daß es sich um *Rhiz. sphaerotheca* handelte. Zopf, der diesen Organismus zuerst entdeckte, hat ihn auf den Mikrosporen zweier *Isoetes*-Arten eingefangen und kultiviert. Ich kann konstatieren, daß er auch auf Coniferenpollen ganz vorzügliches Wachstum und rapide Vermehrung zeigte. Während *Rhiz. poll.* sehr leicht zur Bildung von Dauersporangien neigt, sind bis jetzt Dauerzustände von *Rhiz. spaerotheca* noch nicht beobachtet worden; selbst nach 5-monatlicher Kultur vermochte Zopf keine Dauersporangien zu erzielen. Ich muß mich auf Grund meiner Kulturversuche, die sich freilich nur auf die Zeit von 4 Wochen erstreckten, diesen Beobachtungen anschließen. Im übrigen gilt bezüglich der Kulturmethode für *Rhiz. sphaer.* das Gleiche wie für *Rhiz. poll.*

3. Um das Ausgangsmaterial für die Saprolegniaceen zu beschaffen, wurden dem Aquarium des Botan. Instituts Wasserproben zu je 0,5 l entnommen, in flache Kristallisierschalen gefüllt und diese an einem Ort mittlerer Temperatur (14—15° C.) aufgestellt. Auf den Wasserspiegel wurden frisch getötete Stubenfliegen gebracht, die nach 2 bis 3 Tagen mit einem dichten Strahlenkranz fruktifizierender Hyphen umgeben waren. Zwecks Erlangung von Kulturen, die nur eine bestimmte Spezies enthielten, ging ich folgendermaßen vor. Zunächst wurden die üppigsten „Rasen" der Rohkultur in langsam fließendem Wasser durch vorsichtiges Abbürsten mit einem feinen, weichen Pinsel und häufiges Schwenken von den anhaftenden Infusorien usw. befreit. Sodann wurde der mittels einer kleinen, krummen Schere abgeschnittene Hyphenkranz auf den Objektträger in einen Tropfen Leitungswassers gebracht und unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung mit Hilfe zweier Präpariernadeln eine möglichste Isolierung der einzelnen Hyphen angestrebt. Alle Hyphen, die sich in dem Gemisch verschiedener Saprolegniaceen als nicht der gewünschten Spezies angehörig erwiesen — was man bei genauer, morphologischer Vergleichung der fruktifizierenden Hyphen

mit ziemlicher Sicherheit entscheiden kann — wurden aus dem Präparat sorgfältig entfernt. Der Rest der ausgewählten Hyphen wurde in eine Kristallisierschale mit filtriertem und abgekochten Aquariumwasser übertragen, das nach dem Erkalten durch kräftiges Schütteln wieder mit Sauerstoff gesättigt worden war. Um die Entwicklung der Bakterien möglichst einzudämmen, wurden die als Nährsubstrat dienenden Fliegenleiber kurz vor ihrer Verwendung durch 10 Sekunden langes Eintauchen in kochendes Wasser sterilisiert. Es empfiehlt sich im Interesse einer möglichst gleichmäßigen Ausbildung des Hyphenkranzes den Fliegen zuvor die Beine dicht am Körper abzuschneiden und die flach ausgebreiteten Flügel der Wasseroberfläche anzudrücken. Hierdurch vermeidet man vor allem auch das Untersinken der Fliegenleichen. Auf diese Weise erhält man nach Verlauf von 2 bis 3 Tagen meist schon Kulturen, die nur die gewünschte Spezies aufweisen. Sollte dies aber noch nicht vollkommen gelungen sein, so führt eine Wiederholung des obigen Isolierungsverfahrens sicher zum Ziele. Diese Kulturen dienten als Ausgangspunkt für alle weiteren Spezies-Kulturen, die einfach durch Überimpfen der Zoosporen erhalten wurden.

Ich isolierte mir auf diesem Wege eine zur *Ferax*-Gruppe gehörige *Saprolegnia*-Spezies, ferner eine *Achlya*- und *Aphanomyces*-Art. Die *Saprolegnia* schien mir auf Grund ihrer morphologischen Charaktere mit ziemlicher Sicherheit mit der *Saprolegnia mixta*[1]) identisch zu sein. Eine absolut sichere Bestimmung ist bekanntlich äußerst schwierig. An diesem Objekt führte ich die Studien über die taktischen Reizerscheinungen eingehend durch, während mit *Achlya* und *Aphanomyces* nur einige orientierende Versuche angestellt wurden. Die Wahl fiel deswegen auf die *Saprolegnia mixta*, weil sich ihre Zoosporen durch besonders lebhafte Beweglichkeit und hohe Reizempfindlichkeit auszeichnen. Dagegen eigneten sich die ziemlich träge beweglichen und weniger empfindlichen Zoosporen von *Saprol. Thureti (ferax)*[2]) nicht gut als Versuchsobjekt.

Waren die *Saprolegnia*-Kulturen in das Stadium der Schwärmerbildung eingetreten, so wurde der „Rasen“ mit Hilfe einer kleinen Schere vom Nährsubstrat getrennt und in ca. 0,25—0,5 cm breite Stücke zerteilt. Durch vorsichtiges wiederholtes Schwenken in

---

1) Vgl. Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, IV. Abteil.: *Phycomycetes* von A. Fischer, 1892, S. 333 u. 339.

2) Vgl. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, 1892, IV. Abteil.: *Phycomycetes*, S. 339 u. 340.

Leitungswasser ließ sich das Mycel nach Möglichkeit von den anhaftenden Bakterien befreien. Die einzelnen Mycelstückchen wurden auf je einen Objektträger in einen größeren Tropfen Leitungswasser übertragen und unter der feuchten Glocke mehrere Stunden sich selbst überlassen. Während dieser Zeit haben fast alle Sporangien ihren Inhalt entlassen und die meisten Zoosporen sind schon in das zweite, allein empfindliche Schwärmstadium eingetreten.

Bekanntlich sind die Schwärmer aller *Saprolegnia*-Spezies diplanetisch, d. h. die aus den Sporangien entleerten Zoosporen kommen nach sehr kurzer und träger Schwärmtätigkeit zur Ruhe, um sich nach Ablauf von 2 bis 3 Stunden zu häuten, worauf sie ihre aktive Bewegung mit erhöhter Geschwindigkeit und bedeutend verlängerter Schwärmdauer von neuem beginnen. Auch die *Achlya*- und *Aphanomyces*-Zoosporen schließen sich diesem Verhalten an, nur mit dem Unterschiede, daß sie vor der Häutung kein aktives Bewegungsvermögen besitzen, sondern an der Spitze der Sporangien entleert werden und hier bis zum Eintritt des Häutungsprozesses liegen bleiben.

Am vorteilhaftesten stellt man für jede längere Versuchsdauer eine Serie von 25 bis 30 Präparaten her. Auf diese Weise hat man nach ca. 3 Stunden frisches Zoosporenmaterial in reichlicher Menge zur Verfügung, das für 3 bis 4 Stunden den chemotaktischen Untersuchungen dienen kann.

Nur in besonderen Fällen wurden die Präparate mit Deckgläschen bedeckt.

Ich habe also nicht mit bakterienfreien Reinkulturen, sondern nur mit Spezies-Reinkulturen gearbeitet, wie es seinerzeit auch Stange getan hat. Die relativ geringe Verunreinigung der Präparate durch die Stoffwechselprodukte der Bakterien ist ohne wesentlichen Einfluß auf die Empfindlichkeit der Schwärmsporen.

Stange züchtete seine *Saprolegnia*-Spezies auf Fliegenbeinen und übertrug diese mit in den Versuchstropfen. Dies habe ich absichtlich vermieden. Denn bei der Stangeschen Methode diffundieren aus dem Nährsubstrat dauernd chemotaktisch wirksame Stoffe (Phosphate, Proteinkörper und ihre Derivate) in das Außenmedium, die die untere Reizschwelle guter Chemotaktika bis zu einem gewissen Grade nach oben verschieben müssen und eine Reaktion gegen schwache Chemotaktika vollkommen verdecken, falls die Reizunterschiedsschwelle nicht erreicht wird.

Im Anschluß hieran sei noch kurz die Kulturmethode, die Klebs[1]) zur Züchtung bakterienfreier Reinkulturen der *Saprolegnia mixta* anwandte, bezüglich ihrer Brauchbarkeit für den vorliegenden Zweck charakterisiert.

Trotz vielfacher Bemühungen erwies sich das nach dieser Kulturmethode gezüchtete Zoosporenmaterial für das Studium chemotaktischer Reizbewegungen unbrauchbar. Eingehenderes werde ich hierüber in Kap. X mitteilen. Der sterile, künstliche Nährboden, der mit einigen fruktifizierenden Hyphen von *Saprolegnia* geimpft wurde, setzte sich aus 5—6 % Gelatine und 2 % Fleischextrakt zusammen. Über die weitere Methodik verweise ich der Kürze halber auf die Arbeit von Klebs. Die schließlich erhaltenen, sterilen vegetativen Mycelscheiben wurden, nachdem sie 4—5 cm Durchmesser erreicht hatten, mit einem Spachtel aus den Petrischalen herausgeschnitten und allmählich, zur Vermeidung eines zu plötzlichen Temperaturwechsels, in 32° Leitungswasser übertragen, um sie möglichst schnell und gründlich von dem anhaftenden Gelatine-Nährboden zu befreien. Bekanntlich werden die vegetativen Hyphen durch plötzliche Entziehung des Nährsubstrates zur Zoosporangienbildung angeregt. Eine schnelle und gründliche Entfernung des Nährsubstrates ist unbedingt erforderlich, da selbst bei noch geringer Nahrungszufuhr ein wenn auch nur spärliches Weiterwachsen der Hyphen stattfindet und eine Zoosporangienbildung unterbleibt. Das schließlich erhaltene Schwärmermaterial ließ erkennen, daß durch die künstlichen Kulturbedingungen eine starke Abschwächung in der Reizempfindlichkeit eingetreten war.

Meine Erfahrungen, die ich ferner an den unter längerer Kultur gehaltenen *Saprolegnia*-Mycelien gemacht habe, decken sich nicht mit den Klebsschen Angaben. Den Grund für dieses abweichende und regelmäßig beobachtete Verhalten vermag ich allerdings nicht anzugeben, umsomehr, als ich alle Vorschriften genau einzuhalten bestrebt war. Der genannte Forscher gibt nämlich an, daß diese unter künstlichen Verhältnissen gezogenen und weiter kultivierten Mycelien sich jederzeit, selbst nach Monaten noch, durch bloße Nährbodenentziehung zu reichlicher Sporangien- und Schwärmerbildung anregen ließen. Ich habe dagegen konstatiert, daß die Hyphen schon in der dritten bis vierten Generation

1) G. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, II., *Saprolegnia mixta*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, S. 514—516, 545, 546.

eine stark verminderte Neigung zur Sporangienbildung aufweisen. Setzt man durch Abimpfen des Mycels die Kulturen noch weiter fort, so treten an den folgenden Generationen nach Entfernung des Nährsubstrates schon namhafte Degenerationserscheinungen auf, die sich darin äußern, daß die Sporangien eine oft recht eigentümliche Form annehmen und das Plasma der Hyphen zerklüftet und vakuolenhaltig erscheint. Die in geringer Zahl entlassenen Zoosporen büßen ihre normale Eigenschaft, sich zu häuten, ein. Meist aber kommt es nicht mehr zu einer Entleerung der Zoosporangien, sondern die Zoosporen keimen innerhalb ihres Behälters aus und durchbrechen mit ihrem Promycel die Sporangiumwandung. Dieses Verhalten erinnert an *Aplanes*, deren Zoosporen normalerweise überhaupt einer aktiven Eigenbewegung entbehren, sondern direkt in das Stadium der Keimung eintreten.

Ganz ähnliche, abnorm-morphologische Verhältnisse habe ich auch bei Kulturen auf natürlichem Nährsubstrat beobachtet, sobald ich diese bei relativ hohen Temperaturen sich entwickeln ließ (36° C.), wie sie in der Natur gemäß des Standortes der Saprolegniaceen wohl nur äußerst selten erreicht werden. Auch hier trat als Begleiterscheinung eine starke Abnahme der chemotaktischen Reizempfindlichkeit der Schwärmer ein.

4. *Pseudolpidium Saprolegniae.* Eine auf *Saprolegnia* parasitierende Chytridiacee, die ich öfters auf *Saprolegnia*-Rohkulturen zu beobachten die Gelegenheit hatte, wurde mit in den Kreis der chemotaktischen Untersuchungen einbezogen. Sie konnte nach ihren morphologischen Merkmalen mit Sicherheit als *Pseudolpidium Saprolegniae*[1]), synonym: *Olpidiopsis Saprol.*, bestimmt werden. Was ihre eingehende Morphologie und Physiologie betrifft, verweise ich auf die Originalarbeit Fischers[2]).

Die von dem Parasiten befallenen Hyphen der Saprol. sind schon mit bloßem Auge deutlich zu erkennen, indem ihre Enden nahezu stecknadelkopfgroße, blasige Auftreibungen erkennen lassen. Von den Oogonien der *Saprolegnia* sind sie wegen der auffälligen Größenunterschiede leicht auseinander zu halten.

Diese infizierten Hyphen wurden mittels einer Pinzette isoliert, auf den Objektträger in einen Tropfen Wasser übertragen und

1) Vgl. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, IV. Abteil.: *Phycomycetes*, 1892, S. 33, 34 u. 35.

2) A. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII, 1882, S. 286 u. Bot. Zeitg., 1886.

mehrere Stunden unter der feuchten Glocke bis zur Sporangienentleerung aufbewahrt, wonach die entlassenen Zoosporen sofort auf ihre chemotaktischen Eigenschaften hin geprüft werden konnten. Für ein Präparat sind drei bis vier große *Pseudolpidium*-Sporangien vollkommen genügend, da ein einziges Sporangium viele Hundert Zoosporen erzeugt. Um von dem Parasiten Kulturen anzulegen, wurden die entleerten Schwärmer einfach in junge *Saprolegnia*-Kulturen übertragen. Nach ca. 48 Stunden war das *Pseudolpidium* wieder in das Stadium der Fruktifikation getreten.

Leider konnten noch andere, auf verschiedenen Saprolegniaceen parasitierende Chytridiaceen, wie *Rozella*, *Woronina*[1]) wegen Mangels an Material nicht untersucht werden.

Kapitel II. Methodik und Fehlerquellen.

Zur Untersuchung der Chemotaxis von Mikroorganismen dient fast allgemein die von Pfeffer eingeführte Kapillarmethode, die auch bei den vorliegenden Studien zur Anwendung gelangte.

Sie besteht bekanntlich darin, daß man einseitig zugeschmolzene Glaskapillaren, deren Weite hauptsächlich von der Größe der zu untersuchenden Organismen abhängt, mit der Lösung des zu prüfenden Stoffes auf eine gewisse Strecke hin injiziert, so daß am zugeschmolzenen Ende noch ein lufterfüllter Raum übrig bleibt. Hierdurch erreicht man, daß die Kapillarflüssigkeit mit Sauerstoff versorgt wird, was besonders bei der Chemotaxis sauerstoffempfindlicher Organismen von wesentlicher Bedeutung ist.

Methoden zur Füllung der Kapillaren unter Angabe der zu vermeidenden Fehlerquellen wurden von Pfeffer[2]) u. a. beschrieben.

Für die Untersuchung der Chytridiaceen-Zoosporen wandte ich Kapillaren mit einem lichten Durchmesser von 67—96 μ an und für die Schwärmsporen der Saprolegniaceen solche von 105—134 μ. Die Kapillaren, deren Länge zwischen 1—1,5 cm schwankte, wurden im allgemeinen, der Sauerstoffzufuhr halber, nur 5—6 mm tief injiziert. In Anbetracht der leichten Koagulierbarkeit und Zersetzlichkeit der Proteinkörper geschah dies nur durch Evakuieren unter der Wasserstrahlluftpumpe und nicht durch Erwärmung in der Versuchsflüssigkeit. Die erforderlichen Lösungen wurden, um Selbst-

1) Vgl. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, IV. Abteil.: *Phycomycetes*, S. 69 u. 64.

2) W. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, II. Bd., 1888, S. 585.

zersetzungen möglichst zu vermeiden, stets unmittelbar oder bei sehr schwer löslichen Stoffen mehrere Stunden vor der Versuchsanstellung zubereitet. Soweit es die Kenntnis des Molekulargewichtes gestattete, wurden die Lösungen molekular oder in Bruchteilen des Molekulargewichtes hergestellt.

Von den schwerlöslichen Proteinkörpern gelangten kaltgesättigte Lösungen zur Anwendung. Durch Wägen des Rückstandes, den ein bestimmtes Volumen der Versuchslösung beim Verdunsten im Thermostaten (56° C.) ergab, wurde jedesmal der prozentuale Gehalt der kaltgesättigten Lösung bestimmt. Ich habe diesen Wert in den Tabellen mit „c" bezeichnet.

Als Lösungsmittel diente fast stets destilliertes Wasser. Nur in gewissen Fällen erfolgte, um die besonders geringe Löslichkeit gewisser Stoffe, z. B. der Globuline, zu erhöhen, ein Zusatz von $NaCl$ (0,1%), das natürlich bei der Ermittlung des prozentualen Gehaltes in Abrechnung gebracht werden mußte. Desgleichen war bei gewissen Substanzen der Zusatz von Spuren von KOH angebracht; z. B. bei Casein.

Die Reinigung der Kapillaren von der anhaftenden Versuchsflüssigkeit geschah durch kurzes Schwenken in destilliertem Wasser.

Um Ansammlungen durch andere Faktoren als durch die chemotaktische Reizwirkung der Kapillarflüssigkeit auszuschließen, mußte unter gewissen Vorsichtsmaßregeln gearbeitet werden.

Denn außer dem Reiz, dessen Wirkung untersucht werden soll, darf sich kein anderer auf den Organismus geltend machen, da sonst nicht nur Reaktionen ausgelöst werden können, die unter Umständen von den chemotaktischen nicht zu unterscheiden sind, sondern auch eine Abstumpfung der chemotaktischen Reizbarkeit erfolgen kann.

Die Fehlerquellen, die auf Ursachen mechanischer oder physiologischer Natur zurückzuführen sind, hat bereits Pfeffer in seinen grundlegenden Arbeiten einer eingehenden Betrachtung unterzogen und die Mittel zu ihrer Vermeidung oder Verminderung an die Hand gegeben. Ich verweise deshalb der Kürze halber auf die Pfeffersche Methodik[1]). Es sei mir aber gestattet, einige Reizursachen, die die Möglichkeit zu Täuschungen geben und für den vorliegenden Fall besonders in Betracht kommen, hervorzuheben.

1) Vgl. W. Pfeffer, a. a. O., Untersuch. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, II. Bd., 1888, S. 584—589.

1. Konzentrationsdifferenzen, die durch Verdunstung im Kulturtropfen entstanden sind, können Chemotaxis hervorrufen. Dies gilt besonders für die Bestimmungen der Reizunterschiedsschwellen, wo die Außenflüssigkeit den chemotaktisch wirksamen Stoff enthält. Deshalb darf die Versuchsdauer 1—2 Minuten nicht überschreiten. Außerdem wird durch die Verdunstung die Konzentration des Außenmediums erhöht, wodurch eine Verschiebung der Reizunterschiedsschwelle bedingt wird.

2. Differenzen des Sauerstoffgehaltes erzeugen bei sauerstoffempfindlichen Organismen sehr leicht Aerotaxis, die von der eigentlichen, durch den Reizstoff bewirkten Chemotaxis nicht zu unterscheiden ist. Zur Vermeidung dieser bei *Rhiz.* vornehmlichen Fehlerquelle müssen Versuchslösung und Kulturflüssigkeit in sauerstoffgesättigtem Zustande zur Anwendung gelangen und beide durch zweckentsprechende Versuchsbedingungen möglichst in diesem Zustand erhalten werden. Vor allem muß man mit unbedeckten Präparaten arbeiten, wodurch außerdem eine durch das häufige Anstoßen der Schwärmer an das Deckglas bewirkte vorzeitige Schwächung der Bewegungsenergie unterbunden wird. Bei der Pfefferschen Methode wird aber in der Kapillare trotz der Luftblase allmählich ein Sauerstoffmangel entstehen, da in ihr der Ersatz des Sauerstoffs durch Diffusion sehr erschwert ist. Diesem Umstande ist aber durch eine mehrere Minuten nicht überschreitende Versuchsdauer mit Erfolg zu begegnen. Eine kurze Versuchsdauer empfiehlt sich auch aus dem Grunde, weil das Konzentrationsgefälle des Versuchsstoffes besonders bei schwachen Lösungen rasch abnimmt.

Ebenso können in einzelnen Fällen rein zufällige Faktoren Anlaß zu Täuschungen geben, z. B. wenn sich bei der Untersuchung der Chemotaxis von *Rhiz.* an der Grenze zwischen Kapillar- und Kulturflüssigkeit mehrere Pollenkörner befinden, die auf die Zoosporen ihre anlockende Wirkung geltend machen. — — —

Als Lichtquelle bediente ich mich während des Mikroskopierens fast ausschließlich des Auerlichtes, das die Beobachtung der farblosen Schwärmer, deren Brechungsindex nur wenig von dem des Wassers abweicht, ganz wesentlich erleichtert.

Durch Ventilation des Laboratoriumsraumes wurde für ständige Erneuerung der Luft gesorgt, da besonders die *Rhiz.*-Zoosporen gegen Leuchtgas und dessen Verbrennungsprodukte sehr empfindlich sind.

Die Beobachtungen erfolgten bei schwacher Vergrößerung (70 : 1), weil die Stärke einer chemotaktischen Ansammlung beim Überschauen eines möglichst großen Gesichtsfeldes am besten zu beurteilen ist.

Kapitel III. Die positive Chemotaxis.

Die zur Verwendung gelangten Substanzen wurden von den Firmen Merck, Grübler u. Kahlbaum bezogen. Einige Präparate, die im Handel nicht zu erhalten waren, ließ ich mir im chemischen Laboratorium des Herrn Dr. von Heygendorff anfertigen.

Ich werde im folgenden zunächst die positive Chemotaxis der Chytridiaceen-Zoosporen behandeln und daran die positiv chemotaktischen Reizbewegungen der Saprolegniaceen-Zoosporen anschließen. —

Um allgemein festzustellen, ob die Schwärmsporen eines Pilzes zu chemotaktischen Reizbewegungen befähigt sind, empfiehlt es sich stets, von ihrem Wirt, zu dem sie in einem parasitischen oder saprophytischen Verhältnisse stehen, mit destilliertem Wasser einen kalten Auszug herzustellen und diesen auf seine chemotaktische Reizwirkung hin zu prüfen.

Von diesem Gedanken ausgehend, zog ich ein kleines Quantum frischen Pollenstaubes (ohne Zerreiben) unter häufigem Schütteln mehrere Stunden lang mit einer kleinen Menge destillierten Wassers aus, filtrierte ab, und brachte eine mit dieser Lösung beschickte Kapillare in einen *Rhiz. poll.*-Zoosporen-haltigen Tropfen. Die Wirkung war überaus gut und schnell, denn schon nach 10 - 15 Sekunden war eine massenhafte, in lebhaftester Bewegung befindliche Ansammlung der Zoosporen vor und im Munde der Kapillare eingetreten. Fast ganz denselben Effekt erzielte ich, wenn die Kapillare mit den Pollenkörnern selbst beschickt wurde.

Dies Verhalten spricht mit Sicherheit für die Diffusion chemotaktisch wirksamer Stoffe aus den Pollenkörnern in das umgebende Medium. Ebenso bewirkten kalte Auszüge von zerriebenen Spargelsprossen, Coniferennadeln, Gräsern aller Art, Wurzeln usw. sehr reichliche Chemotaxis. Diese Resultate weisen deutlich darauf hin, daß die chemotaktische Reizwirkung von Stoffen oder Stoffgruppen ausgeht, die in der Pflanzenwelt sehr verbreitet sein müssen. Durch systematisches Vorgehen bei der Prüfung der verschiedensten anorganischen und organischen Substanzen wurden schließlich in den

Proteinen, Proteiden und Fermenten vorzügliche Chemotaktika für die Zoosporen von *Rhiz. poll.* erkannt. Ich gebe nachstehend eine tabellarische Übersicht dieser Reizstoffe.

Um durch die Beschreibung der chemotaktischen Wirkung der großen Zahl von Einzelversuchen nicht zu ermüden, sind die Resultate in Form einer übersichtlichen, tabellarischen Zusammenstellung wiedergegeben. Den beobachteten Reizwirkungen ist hierbei insofern Rechnung getragen, als die positive Chemotaxis im allgemeinen mit „a" und die Repulsion im allgemeinen mit „r" bezeichnet ist. Die hinzugefügten Indices sollen im näheren den Grad der Anlockung, resp. der Repulsion hervorheben, und zwar bedeutet:

a_0 schwache	Chemotaxis u.		
a_1 mäßige		r_1 mäßige b. schwache	Repulsion
a_2 starke		r_2 starke	
a_3 sehr starke		r_3 sehr starke	
a_4 besonders starke			

Durch a? resp. r? soll angezeigt werden, daß die positive Chemotaxis resp. die Repulsion zweifelhaft, und durch 0, daß keine Reaktion mehr zu bemerken ist. Mit „R" sei eine eben merkliche, dem Reizschwellenwert gleichkommende Reaktion angedeutet. Durch Kombination der Zeichen „a" und „r" kann gleichzeitig die bei der positiven Chemotaxis event. auftretende Repulsion zum Ausdruck gebracht werden (Tab. I).

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, daß den genuinen Eiweißkörpern mit geringen Ausnahmen ein ausgezeichneter Reizwert gegenüber den Zoosporen von *Rhiz. poll.* zukommt.

Der bei weitem höchste Reizwert muß von allen untersuchten Verbindungen der Proteinsubstanz aus Pflanzen und der Diastase (Grübler) zugesprochen werden, die selbst in mäßigen Konzentrationen (0,1—0,01 %) noch eine sehr intensive Chemotaxis auszulösen vermögen.

Da diastatische Fermente verschiedentlich in Pollenzellen, besonders auch in Coniferenpollenzellen nachgewiesen worden sind, so dürfte es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß diesen Körpern auch unter natürlichen Verhältnissen eine nicht unwichtige Rolle als chemotaktisch wirksamer Agentien zufällt. Die übrigen Fermente, pflanzlicher und tierischer Herkunft, besitzen geringere und annähernd gleiche Reizwirkungen; die untere Reizschwelle liegt im Durchschnitt bei 0,0014 %.

Tabelle I.

	Stoffe	Die Kapillarflüssigkeit enthält den Reizstoff in %								Reizschwelle in %
		I. Proteinstoffe:								
A. Albumine	Albumin aus Blut c = 0,13 %	0,130 $a_2\ r_1$	0,026 a_2	0,013 $a_2 - a_1$	0,0026 $a_2 - a_1$	0,0013 a_1	0,00086 $a_0 - a$?	0,00065 0		0,00086
	Albumin aus Eigelb c = 0,133 %	0,133 $a_1 - a_2$	0,0133 a_1	0,0026 $a_0 - a$?	0,00133 0					0,0026
	Albumin aus Eiern c = 1,585 %	1,585 $a_1 - a_0$	0,798 $a_0 - a$?	0,1585 0						0,792
	Albumin aus Pflanz c = 0,44 %	0,44 a_1	0,088 $a_1 - a_0$	0,044 $a_0 - a$?	0,022 0					0,044
B. Globuline	Globulin (Kristallin) c = 0,121 %	0,121 $a_3\ r_1$	0,0242 $a_3\ r_1$	0,0121 $a_3 - a_2$	0,00605 $a_2 - a_1$	0,00242 $a_1 - a_0$	0,0020 $a_1 - a$?	0,00121 0		0,002
	Legumin c = 0,0625 %	0,0625 $a_3 - a_4$	0,0125 $a_3 - a_4$	0.00625 a_3	0,00125 a_2	0,000625 $a_2 - a_1$	0,000312 a_1	0,000208 $a_0 - a$?	0,000156 0	0.00021
	Conglutin c = 0,0535 %	0,0535 $a_1 - a_2$	0,0107 a_1	0,00535 a_0	0,00267 $a_0 - a$?	0,00107 0				0,00267
	Vitellin aus Pflanzen c = 0,0245 %	0,0245 a_1	0,0061 $a_0 - a$?	0,00245 0						0,0061
C. Alkohol-lösl. Proteinstoffe	Gluten (Kleber) c = 0,055 %	0,0550 a_2	0,0055 $a_1 - a_0$	0,0018 $a_0 - a$?	0,0011 0					0,0018

Fortsetzung der Tabelle I.

	Stoffe	Die Kapillarflüssigkeit enthält den Reizstoff in %								Reizschwelle in %
D. Coagulierte Proteinstoffe	Fibrin aus Blut c = 0,027 %	0,0270 $a_2 r_1$	0,0027 a_2	0,0013 $a_2—a_1$	0,0005 a_1	0,00027 a_0—a?	0,00018 0			0,00027
	Fibrin aus Pflanzen c = 0,081 %	0,081 $a_2 r_1$	0,0081 a_1	0,0016 a_0—a?	0,00081 0					0,0016
II. Proteide:										
A. Chromoproteide	Hämoglobin 5 %	5,0 $a_2 r_1$	1,0 $a_2—a_1$	0,2 a_1	0,1 $a_1—a_0$	0,05 a_0—a?	0,01 0			0,050
	Chlorophyll[1]) c = 0,195 %	0,195 $a_3 r_1$	0,0195 $a_3—a_2$	0,0039 a_2	0,00195 $a_1—a_0$	0,0013 a_0—a?	0,00097 0			0,0013
B. Glykoproteide	Mucin aus Galle kaltges. Lös. = c %	c a_0—a?	c : 2 0							c
C. Nucleoproteide	Nuclein aus Hefe c = 0,042 %	0,0420 $a_3 r_1$	0,00804 $a_3—a_2$	0,0042 a_2	0,000804 a_1	0,00042 a_0	0,00028 a_0—a?	0,00021 0		0,00028
	Nucleohiston c = 0,071 %	0,0710 $a_3 r_1$	0,014 a_3	0,0071 a_2	0,0014 $a_2—a_1$	0,00071 a_0	0,00035 a_0—a?	0,00023 0		0,00035
D. Paranucleoproteide	Casein aus Pflanz. c = 0,573 %	0,5730 $a_3 r_1$	0,05730 a_2	0,01140 $a_2—a_1$	0,00573 a_1	0,00286 a_0—a?	0,00191 0			0,00286
	Proteinsubs. a. Pflanz. c = 0,235 %	0,235 a_4	0,0235 $a_4—a_3$	0,0047 a_3	0,00235 a_3	0,00047 $a_3—a_2$	0,000235 a_2	0,000047 $a_2—a_1$	0,0000235 a_0—a?	0,0000235

III. Fermente:

a) pflanzlicher Herkunft	Diastase (Grübler) c = 1,133 %	1,1330 a_4	0,0226 $a_4—a_3$	0,01133 a_3	0,00566 a_3	0,00226 $a_3—a_2$	0,001133 a_2	0,000226 $a_2—a_1$	0,0001133 a_0—a?	0,0001133
	Invertase c = 0,1425 %	0,1425 a_3	0,01425 $a_3—a_2$	0,00285 $a_2—a_1$	0,001425 a_0—a?	0,000712 0				0,001425
	Emulsin c = 0,1625 %	0,1625 a_2	0,01625 $a_2—a_1$	0,00325 $a_0—a_1$	0,00203 a_0	0,001625 a_0—a?	0,00081 0			0,001625
	Taka-Diastase c = 3,55 %	3,55 a_1	0,177 a_0	0,088 a_0—a?	0,0710 0					0,088
	Papayotin c = 0,672 %	0,672 a?	0,0672 0							0,672
b) tierischer Herkunft	Trypsin c = 0,272 %	0,272 $a_4—a_3$	0,0272 a_3	0,0054 $a_3—a_2$	0,00272 $a_2—a_1$	0,00136 a_1	0,00068 a_0	0,00045 a_0—a?	0,000272 0	0,00045
	Pepsin 1 %	1,0 $a_4—a_3$	0,2 a_3	0,1 $a_3—a_2$	0,02 a_2	0,01 $a_2—a_1$	0,0025 $a_1—a_0$	0,0016 a_0	0,001 a?	0,0016
	Lipase in Glyzerin (Volumina)	1 : 1 $a_3 r_1$	1 : 10 $a_3—a_2$	1 : 50 a_2	1 : 100 a_2	1 : 200 a_1	1 : 400 a_0—a?	1 : 500 0		1 : 400
	Fibrinferment c = 0,0175 %	0,0175 a_2	0,00175 a_1	0,0007 a_0—a?	0,00035 0					0,0007

1) Vgl. I. König, Die menschlichen Nahrungs- u. Genußmittel, 1904, II. Bd., S. 38, wo die Verwandtschaft zwischen Hämoglobin und Chlorophyll dargelegt ist.

Aus der Klasse der eigentlichen Proteinkörper gebührt den Nukleoproteiden mit R = 0,0003 % der relativ höchste Reizwert; dagegen sind die Glykoproteide, die für die *Marchantia*-Spermatozoiden die vorzüglichsten Reizstoffe repräsentieren, völlig oder fast völlig wirkungslos.

Beachtenswert ist das Verhalten der Chromoproteide. Während dem Chlorophyll ein hoher Reizwert zukommt (R = 0,001 %), übt das Hämoglobin, das weitverbreitete Chromoproteid des Tierreiches, nur in hohen Konzentrationen (5 %) eine mäßige chemotaktische Wirkung aus; deren untere Reizschwelle ist schon mit 0,05 % erreicht.

Desgleichen zeigen die Albumine bezüglich ihrer Reizwirkung ein recht verschiedenes Verhalten. Albumin aus Pflanzen und besonders Albumin aus Eiern sind sehr mäßige Reizstoffe. Die Möglichkeit einer Verunreinigung durch fremde, die Reizempfindlichkeit stark beeinträchtigende Stoffe ist nicht ausgeschlossen. Dies gilt besonders für Albumin aus Pflanzen, das auch auf die übrigen untersuchten Zoosporen nur eine schlechte bezw. mäßige Reizwirkung ausübte. Dagegen muß dem Albumin aus Blut ein ausgezeichneter Reizwert zugesprochen werden.

Es liegt nun nahe, die Frage aufzuwerfen, ob auch Körper aus der Gruppe der Albuminate und Albumosen imstande seien, eine chemotaktische Reizbewegung der Zoosporen auszulösen. In dieser Richtung angestellte Versuche, die verschiedentlich mit sehr empfindlichem Schwärmermaterial wiederholt wurden, lieferten stets ein negatives Resultat. So vermochten Alkali-Albuminat (Merck), Protalbumose und Dysalbumose in keiner Konzentration einen räumlich orientierenden Reiz auf die Zoosporen auszuüben. Nur eine 1-proz. Peptonlösung erzeugte eine sehr schwache, rasch wieder verschwindende Chemotaxis, die wohl auf Rechnung geringer Beimengungen von genuinen Eiweißkörpern zu setzen ist. Während sich die angeführten Präparate völlig indifferent verhielten, ließ die Hemialbumose eine deutliche Giftwirkung erkennen, die in einem baldigen Absterben der Schwärmer oder in einer Verlangsamung ihrer Bewegung zum Ausdruck kam. Ebenso vermochten die zahlreichen Produkte der regressiven Eiweißmetamorphose (Amidosäuren usw.) in keinem Falle eine chemotaktische Reizbewegung der Zoosporen zu veranlassen. Allerdings bewirkte ein altes Präparat von Nukleinsäure unbekannter Herkunft eine gute Chemotaxis (R = 0,005 %); dagegen verliefen die Versuche mit einem frischen Prä-

parat dieser Verbindung (Grübler) völlig ergebnislos. Die Wirkung des alten Präparates ist entweder auf eine Verwechslung oder eine starke Beimischung von Eiweißstoffen — wahrscheinlich von Nuklein — zurückzuführen.

Ich will mich nun der Frage zuwenden, ob auch andere Stoffe aus dem organischen und anorganischen Gebiete imstande sind, einen chemotaktischen Reiz auf die Zoosporen auszuüben.

Ich gebe im folgenden eine kurze Zusammenstellung der Präparate, die je in mehreren Konzentrationen auf ihre Reizwirkung hin geprüft wurden.

Tabelle II.

KCl	Ameisensaures Natrium	Harnstoff	
$NaCl$	Essigsaures „	Coffein	
NH_4Cl	Propionsaures „	Theobromin	
$KClO_3$	Buttersaures „	Kreatin	
KBr	Valeriansaures „	Kreatinin	
KJ	Milchsaures „	Carnin	
$CaCl_2$	Milchsaures Eisen	Guanin	
$MgCl_2$	Oxalsaures Kalium	—	
K_2SO_4	Bernsteinsaures Natrium	Xylose	Pentosen
Na_2SO_4	Weinsaures Kalium	Arabinose	
$MgSO_4$	Zitronensaures Natrium	Dextrose	Hexosen
KNO_3	Zitronensaures Ammonium	Lävulose	
$NaNO_3$	Fumarsaures Natrium	Galaktose	
$LiNO_3$	Maleinsaures Kalium	Laktose	Disaccharide
$RbCl$	Äpfelsaures Natrium	Saccharose	
$CaeSO_4$	—	Stärke	Polysaccharide
$Sr(NO_3)_2$	Ölsäure	Inulin	
KH_2PO_4	Triolein	Dextrin	
K_2HPO_4	—	—	
K_3PO_4	Aceton	Methylalkohol	
Na_2HPO_4	Acetamid	Äthylalkohol	
—	Propionamid	Glyzerin	
	Lactamid	Mannit	
	Glykokoll	Urethan	
	Alanin	Äpfelsäure-Äthylester	
	Leucin	Petroleumäther	
	Asparagin	—	
	Asparaginsäure		
	Taurin		
	Glykosamin		
	Lecithin		

Benzol	Vanillin	Kampfer
Naphthalin	Amygdalin	Saccharin
Toluol	Arbutin	Coniferin
Phenolnatrium	Salicin	—
Phenacetin	Cumarin	Bittermandelöl
Hippursäure	Pyridin	Eukalyptusöl
Salicylsäure	Morphium	Mohnöl
Tannin	Cocain	Zitronenöl
Chinagerbsäure	Chininsulfat	—

Von diesen Präparaten vermochte kein einziges auch nur die geringste chemotaktische Reaktion auszulösen.

Wir sind somit zu dem Schlusse berechtigt, daß wesentlich nur die genuinen Proteinkörper (inkl. Fermente) imstande sind, die Zoosporen von *Rhiz. poll.* chemotaktisch zu reizen.

2. *Rhizophidium Sphaerotheca.* Die Vermutung, daß die Schwärmsporen dieser kleinen Chytridiacee sich nach Analogie von *Rhiz. poll.* gleichfalls von den genuinen Eiweißstoffen chemotaktisch reizen ließen, hat sich durch die Untersuchungen vollkommen bestätigt.

Es zeigte sich, daß diese Schwärmsporen gegen die Proteinkörper außerordentlich empfindlich sind und zwar in höherem Maße als die von *Rhiz. poll.* Soweit ich die Chemotaktika der Tabelle I geprüft habe, ergaben sich für die Reizschwellen Konzentrationen, die durchweg tiefer lagen — zum Teil erheblich tiefer — als die entsprechenden Grenzwerte für die Zoosporen von *Rhiz. poll.* So bewirkte z. B. die kaltgesättigte Lösung von Albumin aus Eiern (Merck) eine sehr gute und schnelle Chemotaxis; die Reizschwelle wurde zu $^1/_{400}$ % bestimmt, während sie bei *Rhiz. poll.* fast mit der Ausgangslösung selbst (0,8 %) zusammenfiel.

Desgleichen erzeugte Mucin (Merck) eine gute und momentane Chemotaxis; die Reizschwelle ergab sich zu $^1/_{200}$ %. Bekanntlich war dieses Präparat gegenüber den Zoosporen von *Rhiz. poll.* fast völlig wirkungslos. Auch Hämoglobin, das für die Schwärmsporen von *Rhiz. poll.* nur in hohen Konzentrationen ein mäßiges Chemotaktikum repräsentierte, ließ noch bei 0,001 % eine deutliche, wenn auch schwache Reizwirkung erkennen; in stärkeren Konzentrationen wirkte es ausgezeichnet. Hervorheben möchte ich noch, daß Albumin aus Pflanzen auch bei diesen Organismen nur eine minimale Chemotaxis auszulösen imstande war.

Bei der Prüfung der Produkte der regressiven Eiweißmetamorphose ergab sich wider Erwarten die interessante Tatsache, daß diese Körper fast ohne Ausnahme eine vorzügliche Reizwirkung auf die Schwärmsporen von *Rhiz. sphaerotheca* ausübten, während sie sich gegenüber den Zoosporen von *Rhiz. poll.* vollkommen indifferent verhielten.

Ich gebe im folgenden mit Ausnahme der genuinen Proteinkörper (vgl. Tab. I) eine tabellarische Zusammenstellung der ermittelten spezifischen Reizstoffe.

Da die Untersuchungen über diesen Organismus erst kurz vor Abschluß der Gesamtuntersuchungen angestellt werden konnten, so mußte leider aus Mangel an Zeit auf eine Bestimmung der Reizschwellen der in nachstehender Tabelle angeführten Chemotaktika verzichtet werden; ich will mich deshalb mit einer kurzen Charakteristik ihrer Reizwirkung in den angewandten höheren Konzentrationen begnügen.

Tabelle III.

I. Produkte der leichteren Spaltung der Eiweißstoffe.

A. Albuminate:

Alkalialbuminat, kaltges. Lösung	besonders starke Chemotaxis

B. Albumosen:

Pepton, 0,25 %	besonders starke Chemotaxis
Protalbumose, kaltges. Lös.	besonders starke Chemotaxis
Hemialbumose, „ „	besonders starke Chemotaxis
Dysalbumose, „ „	gute und schnelle Chemotaxis

II. Produkte der tiefer gehenden Spaltung der Eiweißstoffe.

A. Aliphatische Spaltprodukte:

1. 1-basische Monoamidosäuren:

Amido-essigsäure (Glykokoll)	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
α-Amido-propionsäure (Alanin)	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
α-Amido-buttersäure	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
α-Amido-iso-buttersäure	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
δ-Amido-n-valeriansäure	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
α-Amido-iso-valeriansäure	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
α-Amido-isobutylessigsäure (Leucin)	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis

2. 2-basische Monoamidosäuren:

Asparaginsäure	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
Asparagin	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
α-Amidoglutarsäure	je 0,20 Mol; besonders starke Chemotaxis
Nucleinsäure, kaltges. Lös.	besonders starke Chemotaxis
Betain, 0,10 Mol	besonders starke Chemotaxis

B. Aromatische Spaltprodukte:

Tyrosin, kaltges. Lös.	gute und schnelle Chemotaxis
Phenylalanin, kaltges. Lös.	zweifelhafte Chemotaxis.

Von den genuinen Proteinkörpern der Tabelle I erzielten momentane, sehr intensive Chemotaxis:

Nuclein, kaltges. Lös.
Nucleohiston, kaltges. Lös.

sowie fast alle Fermente.

Gute und schnelle Chemotaxis bewirkten folgende Präparate:

Albumin aus Eiern, 0,1 %
Vitellin aus Pfl., kaltges. Lös.
Casein „ „ „ „
Mucin „ Galle „ „

Nur zweifelhafte Chemotaxis lieferte:

Albumin aus Pfl., kaltges. Lös.

Aus diesen Beobachtungen geht deutlich hervor, daß sowohl den genuinen Proteinkörpern als auch ihren zahlreichen Spaltprodukten die Rolle vorzüglicher Reizstoffe zufällt.

3. *Pseudolpidium Saprolegniae.* Auf die Tatsache, daß die Schwärmer dieser Chytridiacee energisch von den *Saprolegnia*-Hyphen angelockt werden, hat schon Fischer, der zuerst die Entwicklungsgeschichte der verschiedenen, spezifisch angepaßten Parasiten der Saprolegniaceen eingehend studiert hat, mit Nachdruck hingewiesen.

Die Vermutung liegt nahe, daß der chemotaktische Reiz von Stoffwechselprodukten ausgeht, die von der lebenden Zelle des Wirtes in das umgebende Medium diffundieren. Als solche kommen in erster Linie Eiweißstoffe selbst oder die Produkte ihrer mehr oder weniger weit getriebenen regressiven Metamorphose in Betracht. Diese Vermutung erhielt durch die Befunde, die an den beiden zum gleichen Formenkreise gehörigen Chytridiaceen *Rhiz. poll.* und *Rhiz. sphaer.* gemacht worden waren, eine starke Stütze.

Die verschiedenen, geprüften Präparate, die der Klasse der nativen Proteinkörper und Fermente (Albumin aus Eiern, Pepsin), sowie den einzelnen Gruppen der Eiweißspaltprodukte (Pepton, Alanin, Glykokoll) angehörten, vermochten selbst in mäßigen Konzentrationen eine vorzügliche und rasche Chemotaxis auszulösen. Hingegen verhielten sich andere Körper, wie sie in Tabelle II aufgeführt sind, ganz indifferent, besonders auch die Phosphorsäure und ihre Salze.

Wir haben somit bei den Zoosporen von *Pseudolpidium Saprol.* und *Rhiz. sphaer.* hinsichtlich ihrer chemotaktischen Reizstoffe eine vollkommene Übereinstimmung.

4. *Saprolegnia mixta.* Als Ergebnis seiner Untersuchungen über die taktischen Reizbewegungen der Zoosporen von *Saprolegnia* hatte Stange die Sensibilität dieser Schwärmzellen gegen freie Ortho-Phosphorsäure und deren Alkali-Metallsalze (K, Na, [NH_4], Li) festgestellt.

Stange schreibt nun das Zustandekommen der chemotaktischen Reizbewegungen, wie sie durch Fleischextrakt und Fliegenleichen hervorgerufen werden, allein ihrem Gehalt an Phosphaten zu.

Man kann sich aber leicht überzeugen, daß diese beim Zustandekommen der Chemotaxis bei weitem nicht allein beteiligt sind. Entfernt man nämlich aus einer 1-proz. Fleischextraktlösung oder aus einem kalten, wässerigen Auszuge frisch getöteter Fliegen die anwesenden phosphorsauren Salze auf qualitativem Wege[1]) und prüft darnach beide Lösungen wieder auf ihren chemotaktischen Reizwert hin, so kann man konstatieren, daß ihr Wirkungsgrad gegenüber den zuvor phosphorsalzhaltigen Lösungen nicht oder kaum merklich vermindert ist.

Aber auch noch auf anderem Wege läßt sich diese Tatsache beweisen. Eine 1-proz. Liebigsche Fleischextraktlösung repräsentiert als solche zugleich eine Lösung von 0,0518% Phosphorsäure, an verschiedene Metalle gebunden[2]).

Da nun eine 0,001-proz. Fleischextraktlösung noch eine sehr deutliche Chemotaxis hervorruft, so müßte nach Stange dieser Effekt dem 0,0000518-proz. Gehalt dieser Lösung an Phosphorsäure resp. an deren Salzen zugeschrieben werden. Nach meinen Untersuchungen liegt aber die untere Reizschwelle für H_3PO_4 und ihre Salze bei 0,00001 Mol, welcher Wert in bezug auf H_3PO_4 einer 0,0001-proz. Lösung entspricht. Man sieht, daß diese Konzentration für den Reizschwellenwert höher liegt, als der Gehalt der 0,001-proz. Fleischextraktlösung an Phosphorsäure beträgt.

Es liegt also die Notwendigkeit vor, anzunehmen, daß die Wirkung des Fleischextraktes nur bis zu einem gewissen Grade auf den Gehalt an Phosphaten zurückzuführen ist. Deshalb muß dem Gros der übrigen Bestandteile des Fleischextraktes die hauptsächlichste chemotaktische Reizwirkung zugeschrieben werden.

Die organische Substanz des Fleischextraktes, 64%, besteht vorwiegend aus den Purinderivaten, wie: Xanthin, Hypoxanthin (Nucleinbasen), Carnin und den Amido-Derivaten der Kohlensäure, wie Kreatin, Kreatinin, ferner aus Albumosen (10%) und der Phosphorfleischsäure, die in sehr naher Beziehung zu den Nucleinsäuren und Nucleinen steht.

Verschiedene Stoffe, die aus den eben genannten Gruppen geprüft wurden, riefen eine ausgezeichnete chemotaktische Wirkung

---

1) Vgl. J. König, Die menschl. Nahrungs- u. Genußmittel, 1904, II. Bd., S. 59.

2) Vgl. J. König usw., II. Bd., S. 555—556; der Liebigsche Fleischextrakt enthält insgesamt 7,25% Phosphorsäure, wovon 5,18% anorganisch und 2,07% organisch gebunden sind, welch letztere hier nicht in Betracht kommt.

hervor, womit die Vermutung, daß im Fleischextrakt und den natürlichen Nährsubstraten den Phosphaten bei weitem nicht allein die Rolle der chemotaktischen Reizwirkung zufällt, zur Tatsache erhoben ist. —

Ich will zunächst wiederum eine tabellarische Zusammenstellung (Tab. IV, S. 449—456) aller Stoffe geben, die sich für die Zoosporen der *Saprol. mixta* als Chemotaktika erwiesen haben.

Als augenfälligstes Resultat dieser Versuchsreihen erkennen wir, daß nicht nur der Ortho-Phosphorsäure und ihren Salzen die Rolle vorzüglicher Chemotaktika gegenüber den *Saprolegnia*-Zoosporen gebührt, sondern daß diese Schwärmsporen auch ungemein empfindlich sind gegen die nativen Proteinkörper (einschließlich der Enzyme) wie gegen die Produkte ihrer leichteren als tiefer gehenden Spaltung. Ein ähnlicher Reizwert kommt auch den meisten anderen verwandten, N-haltigen Verbindungen zu.

Als Maß für die Reizempfindlichkeit beachte man die außerordentlich tiefen Reizschwellenwerte für die Proteine, Proteide und Enzyme. Mit Ausnahme des Albumins aus Pflanzen (R = 0,0022 %) und des Emulsins (R = 0,0054 %) ergab sich für die ca. 20 untersuchten Körper dieser drei Stoffgruppen als höchste Reizschwelle 0,00065 % (Albumin aus Blut) und als tiefste 0,0000245 % (Vitellin aus Pflanzen). Lidforss[1]) hatte seinerzeit in der Diastase, dem Albumin aus Eiweiß und dem Hämoglobin die vorzüglichsten Chemotaktika für die *Marchantia*-Spermatozoiden ermittelt und ihren unteren Reizschwellenwert zu 0,0005 % bestimmt. Diese Konzentration entspricht — in bezug auf die nativen Eiweißkörper und Enzyme — nahezu dem für die *Saprolegnia*-Zoosporen ermittelten höchsten Reizschwellenwert (0,00065 %), wodurch ihre außerordentliche Empfindlichkeit deutlich zum Ausdruck gebracht wird.

Besondere Erwähnung verdient die Tatsache, daß Mucin aus Galle, ein Vertreter der Glykoproteide, keine oder nur eine minimale chemotaktische Reizwirkung hervorzurufen vermag, während die Glykoproteide (Submaxillarismucin, Mucinalkali) für die *Marchantia*-Spermatozoiden die kräftigsten Chemotaktika repräsentieren.

Aus der Angabe der Reizschwellenwerte für die nativen Proteinkörper ist leicht ersichtlich, daß die von ihnen ausgeübte Reizwirkung keineswegs gleichwertig ist; und doch läßt sich bei genauerer

---

1) B. Lidforss, Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 76.

Tabelle IV.

	Stoffe	Die Kapillarflüssigkeit enthält den Reizstoff in % resp. in Mol								Reizschwelle in %
		I. Organische Verbindungen.								
		1. Einfache Proteinstoffe:								
A. Albumine	Albumin aus Eiern	1,0	0,1	0,02	0,01	0,005	0,001	0,0005	0,0001	0,0005
	$c = 1$ %	$a_3r_1 - a_4r_1$	a_3	$a_3 - a_2$	a_2	a_1	a_0	$a_0 - a$?	0	
	Albumin aus Blut	0,13	0,065	0,013	0,0026	0,0013	0,00086	0,00065	0,00033	0,00065
	$c = 0{,}13$ %	$a_3 - a_4$	$a_3 - a_4$	a_3	a_2	a_1	a_0	$a_0 - a$?	0	
	Albumin aus Pflanz.	0,44	0,22	0,044	0,088	0,0044	0,0022	0,0011		0,0022
	$c = 0{,}44$ %	$a_2 - a_3$	a_2	$a_2 - a_1$	$a_1 - a_0$	a_0	$a_0 - a$?	0		
B. Globuline[1]	Globulin (Kristallin)	0,121	0,06	0,0121	0,00121	0,0006	0,0003	0,00015	0,00012	0,00012
	$c = 0{,}121$ %	$a_4 r_1$	a_4	a_4	$a_3 - a_2$	$a_2 - a_1$	a_1	a_0	$a_0 - a$?	
	Legumin	0,0625	0,0312	0,00625	0,00125	0,000625	0,000312	0,000156	0,000078	0,000078
	$c = 0{,}0625$ %	$a_4 r_1$	a_4	a_3	a_2	$a_2 - a_1$	a_1	a_0	$a_0 - a$?	
	Conglutin	0,0535	0,00535	0,00107	0,000535	0,000267	0,000134	0,000067	0,000053	0,000067
	$c = 0{,}0535$ %	$a_4 r_2$	a_4	a_3	a_2	$a_2 - a_1$	$a_1 - a_0$	$a_0 - a$?	0	
	Vitellin aus Pflanz.	0,0245	0,0122	0,00245	0,00049	0,000245	0,000122	0,000061	0,0000245	0,0000245
	$c = 0{,}0245$ %	a_4	a_4	$a_3 - a_4$	$a_3 - a_2$	$a_2 - a_1$	$a_1 - a_0$	a_0	$a_0 - a$?	
C. Koagulierte Proteinstoffe[1]	Fibrin aus Blut	0,027	0,013	0,0027	0,00054	0,00027	0,00013	0,00006		0,00013
	$c = 0{,}027$ %	a_3	a_3	$a_3 - a_2$	$a_2 - a_1$	$a_1 - a_0$	$a_0 - a$?	0		
	Fibrin aus Pflanzen	0,081	0,0405	0,0081	0,0016	0,00081	0,00054	0,0004	0,0002	0,0004
	$c = 0{,}081$ %	a_4	a_4	$a_4 - a_3$	$a_2 - a_1$	$a_1 - a_0$	a_0	$a_0 - a$?	0	

1) Der besseren Löslichkeit halber wurde als Lösungsmittel eine 0,5-proz. NaCl-Lösung benutzt.

Fortsetzung der Tabelle.

	Stoffe	Die Kapillarflüssigkeit enthält den Reizstoff in % resp. in Mol								Reizschwelle in %
2. Zusammengesetzte Proteinstoffe (Proteide):										
A. Chromoproteide	Hämoglobin	5,0	0,5	0,1	0,02	0,01	0,002	0,001	0,00062	0,00062
	c = 5 %	$a_4\ r_2$	$a_4\ r_1$	$a_4 — a_3$	a_3	$a_3 — a_2$	a_1	a_0	$a_0 — a$?	
B. Glykoproteide	Mucin aus Galle	c	c : 2							c %
	c %	$a_0 — a$?	0							
C. Nucleoproteide	Nuclein aus Hefe	0,042	0,021	0,0042	0,00084	0,00042	0,00028	0,00021	0,00010	0,00021
	c = 0,042 %	a_4	a_4	$a_3 — a_2$	a_1	$a_1 — a_0$	a_0	$a_0 — a$?	0	
	Nucleohiston	0,071	0,036	0,0071	0,0014	0,00071	0,00036	0,00023	0,00012	0,00023
	c = 0,071 %	a_4	a_4	$a_3 — a_4$	a_3	a_2	$a_1 — a_0$	$a_0 — a$?	?	
D. Paranucleoproteide	Casein aus Pflanzen	0,007	0,0035	0,0007	0,00035	0,00018	0,00014			0,00018
	c = 0,007 %	$a_3 — a_2$	a_2	a_1	a_0	$a_0 — a$?	?			
3. Enzyme:										
A. Proteolytische Enzyme	Pepsin	1,0	0,1	0,02	0,01	0,002	0,001	0,0005	0,0004	0,0004
	c = 1 %	$a_4\ r_1$	a_4	a_3	a_2	$a_2 — a_1$	a_1	$a_1 — a_0$	$a_0 — a$?	
	Trypsin	0,272	0,136	0,0054	0,00272	0,00054	0,000272	0,00014	0,00007	0,00014
	c = 0,272 %	$a_4\ r_1$	a_4	$a_3 — a_2$	$a_2 — a_1$	$a_1 — a_0$	a_0	$a_0 — a$?	?	
	Papayotin	0,672	0,168	0,0672	0,00672	0,0013	0,000672	0,00033	0,00016	0,00033
	c = 0,672 %	$a_4\ r_2$	$a_4\ r_1$	$a_4 — a_3$	$a_2 — a_1$	$a_1 — a_0$	a_0	$a_0 — a$?	0	

B. Amylolytische Enzyme	Diastase c = 0,42 %	0,42 a_4	0,042 $a_4 — a_3$	0,0084 $a_2 — a_3$	0,0042 a_2	0,00084 a_1	0,00042 a_0	0,00026 $a_0 — a$?	0,00021 ?	0,00026
	Invertase c = 0,1425 %	0,1425 $a_3 — a_4$	0,0712 a_3	0,01425 $a_3 — a_2$	0,0028 a_2	0,001425 $a_2 — a_1$	0,00028 $a_1 — a_0$	0,0001425 $a_0 — a$?	0,00007 0	0,0001425
C. Glykosid-spaltende Enzyme	Emulsin c = 0,1625 %	0,1625 a_3	0,0812 a_3	0,01625 $a_2 — a_3$	0,00325 a_2	0,001625 a_1	0,000812 a_0	0,00054 $a_0 — a$?		0,00054
D. Glycerid-spaltende Enzyme	Lipase in Glyzerin, Volumina	1 : 4 $a_4\ r_2$	1 : 10 $a_4\ r_1$	1 : 100 $a_4 — a_3$	1 : 500 a_3	1 : 1000 a_2	1 : 10 000 a_1	1 : 20 000 a_0	1 : 25 000 $a_0 — a$?	1 : 25 000
E. Koagulierende Enzyme	Fibrinferment c = 0,0175 %	0,0175 a_1	0,00175 a_0	0,00035 $a_0 — a$?	0,00017 0					0,00035

4. Denaturierte Proteinstoffe:

A. Albuminate	Alkali-Albuminat c = 0,5 %	0,5 a_4	0,1 $a_3 — a_4$	0,02 a_2	0,01 $a_2 — a_1$	0,002 $a_1 — a_0$	0,001 a_0	0,0008 $a_0 — a$?	0,0006 ?	0,0008
B. Proteosen und Peptone	Protalbumose c = 0,5 %	0,5 a_4	0,1 $a_3 — a_4$	0,02 $a_2 — a_3$	0,01 a_2	0,002 $a_2 — a_1$	0,001 $a_0 — a_1$	0,0005 a_0	0,0004 $a_0 — a$?	0,0004
	Dysalbumose c = 0,505 %	0,505 $a_2 — a_3$	0,0505 $a_1 — a_2$	0,0101 a_0	0,00505 a_0	0,004 $a_0 — a$?	0,002 0			0,004
	Hemialbumose c = 0,39 %	0,39 $a_2 — a_1$	0,039 a_1	0,019 $a_1 — a_0$	0,0097 a_0	0,0078 $a_0 — a$?	0,0039 0			0,0078
	Pepton c = 1 %	1,0 $a_4\ r_1$	0,1 a_4	0,02 a_3	0,01 a_2	0,002 $a_2 — a_1$	0,001 $a_1 — a_0$	0,0005 $a_0 — a$?	0,00025 0	0,0005

Fortsetzung der Tabelle.

		Stoffe	Die Kapillarflüssigkeit enthält den Reizstoff in % resp. in Mol								Reizschwelle
5. Spaltungserzeugnisse der Proteinstoffe und verwandte Verbindungen:											
A. Nucleinsäuren	$C_{40}H_{59}N_{14}O_{22} \cdot 2\,P_2O_5$	Nucleinsäure aus Hefe	0,5	0,1	0,02	0,01	0,002	0,001	0,0005	0,00033	0,00033 %
		c = 0,5 %[1])	a_4	a_3	a_2	$a_2—a_1$	a_1	$a_1—a_0$	a_0	$a_0—a$?	
B. Nucleinbasen	2, 6-Dioxypurin, $C_5H_4N_4O_2$	Xanthin	0,0068								Die Reizschwellen wurden nicht bestimmt
		c = 0,0068 %	$a_3—a_4$								
	2-Oxypurin, $C_5H_4N_4O$	Hypoxanthin	c %								
		c %[2])	$a_3—a_4$								
	2-Amino, 6-Oxypurin, $C_5H_3N_4O(NH_2)$	Aminoxanthin (Guanin)	c %								
		c %[2])	a_1								
C. Gruppe des Harnstoffes:											
a) Harnsäuse und Derivate	2, 6, 8-Trioxypurin, $C_5H_4N_4O_3$	Harnsäure,	c %	c : 2							—
		kaltges. Lös., c %	a ?	0							
	Karnin, $C_5H_2(CH_3)_2N_4O_3$	Dimethyl-Harnsäure	0,240	0,024	0,005	0,0024	0,0005	0,00024	0,00012		0,00012 %
		c = 0,240 %	$a_3—a_4$	a_3	$a_2—a_3$	a_2	$a_2—a_1$	$a_1—a_0$	$a_0—a$?		
b) Ureide	Glyoxyldiureid, $C_4H_6N_4O_3$	Allantoin, kaltges. Lös.	c %								Wurde nicht best.
		c %	a_2								
c) Harnstoff und Derivate	Carbamid, $CO(NH_2)_2$	Harnstoff,	1,0	0,5	0,1	0,02	0,01	0,005	0,0025	0,001	0,0025 Mol
		in Mol	$a_1\,r_2$	$a_1\,r_1$	$a_1—a_2$	a_1	$a_1—a_0$	a_0	$a_0—a$?	0	
	Imido-Carbamid, $C(NH) \cdot (NH_2)_2$	Guanidin,	0,1	0,02	0,01	0,008	0,004				0,008 Mol
		in Mol	a_1	$a_1—a_0$	a_0	$a_0—a$?	0				

c) Harnstoff und Derivate	Methylguanidinessigsäure, $NH_2 \cdot C(NH) \cdot N(CH_3) \cdot (CH_2 \cdot COOH)$	Kreatin in Mol	0,1 a_3	0,02 a_3-a_2	0,01 a_2-a_1	0,002 a_1-a_0	0,001 a_0-a?	0,0005 0			0,001 Mol
	Glykolylmethylguanidin, $C_4H_7N_3O$	Kreatinin in $^0/_0$	1,0 a_2-a_1								Wurde nicht best.
		Fleischextrakt in $^0/_0$	2,0 a_4r_2	1,0 a_4r_1	0,1 a_3	0,02 a_2	0,01 a_2-a_1	0,005 a_1-a_2	0,002 a_1-a_0	0,001 a_0-a?	0,001 $^0/_0$
D. Amido-Verbindungen. a) Aliphatische Spaltprodukte:											
ein-basische Mono-amidosäuren	Glykokoll, $CH_2(NH_2) \cdot COOH$	Amidoessigsäure in Mol	0,5 a_4r_1	0,1 a_4	0,02 a_3	0,01 a_3-a_2	0,002 a_2-a_1	0,001 a_1	0,0005 a_0	0,00025 a_0-a?	0,00025 Mol
	Alanin, $CH_3 \cdot CH \cdot (NH_2) \cdot COOH$	α-Amido-propionsäure in Mol	0,1 a_4	0,02 a_3	0,01 a_3-a_2	0,002 a_2	0,001 a_1-a_2	0,0005 a_1-a_0	0,00025 a_0	0,00012 a_0-a?	0,00012 Mol
	$CH_3 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$	α-Amido-n-buttersäure in Mol	0,1 a_4-a_3	0,02 a_3	0,01 a_3-a_2	0,002 a_2	0,001 a_1	0,0005 a_1-a_0	0,00025 a_0	0,00012 a_0-a?	0,00012 Mol
	$CH_3 \cdot C(NH_2) \cdot COOH$ $\vert$ CH_3	α-Amido-iso-buttersäure in Mol	0,1 a_0	0,02 a_0	0,01 a_0-a?	0,005 0					0,01 Mol
	Valin, $CH_2 \cdot (NH_2) \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot COOH$	δ-Amido-n-valeriansäure in Mol	0,1 a_4	0,02 a_3	0,01 a_3-a_2	0,002 a_2	0,001 a_1-a_2	0,0005 a_1-a_0	0,00025 a_0	0,00012 a_0-a?	0,00012 bis 0,00010 Mol
	$CH_3 \cdot CH \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$ $\vert$ CH_3	α-Amido-iso-valeriansäure in Mol	0,1 a_0-a_1	0,02 a_0	0,01 a_0	0,005 a_0-a?	0,002 0				0,005 Mol
	α-Amido-iso-butylessigsäure $(CH_3)_2 \cdot CH \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$	Leucin in Mol	0,1 a_4	0,02 a_3-a_4	0,01 a_3	0,002 a_2	0,001 a_2-a_1	0,0005 a_1	0,00025 a_0	0,0001 a_0-a?	0,0001 Mol

1) Zusatz von Spuren von KOH.

2) Der Gehalt der kaltges. Lösung an Hypo- resp. Amino-xanthin wurde nicht bestimmt.

Fortsetzung der Tabelle.

	Stoffe	Die Kapillarflüssigkeit enthält den Reizstoff in % resp. Mol								Reizschwelle
zwei-basische Mono-amidosäuren: Amido-bernsteinsäure, $COOH \cdot CH_2 \cdot CH(NH)_2 \cdot COOH$	Asparaginsäure in Mol	0,05 $a_3 r_2$	0,025 $a_4 r_1$	0,01 $a_4 - a_3$	0,002 a_2	0,001 $a_2 - a_1$	0,0005 $a_1 - a_0$	0,00025 a_0	0,00016 $a_0 - a?$	0,00016 Mol
$COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$	α-Amido-glutarsäure in Mol	0,025 $a_4 r_1$	0,01 $a_4 - a_3$	0,002 a_2	0,001 $a_2 - a_1$	0,0005 $a_1 - a_0$	0,00025 a_0	0,00016 $a_0 - a?$	0,00012 $a_0 - a?$	0,00016 bis 0,00012 Mol
b) Homocyklische Spaltprodukte:										
$CH \cdot C_6H_5 (NH_2) \cdot COOH$	Phenyl-amidoessigsäure c %, kaltges. Lös.	c % $a_1 - a_0$	c : 2 a_0							Wurde nicht bestimmt
Phenylalanin, $C_6H_5 \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH$	Phenyl-amidopropionsäure c %, kaltges. Lös.	c % a_1								
p-Oxyphenyl-α-amido-propionsäure $C_6H_4 \cdot (OH) \cdot C_2H_3(NH_2) \cdot COOH$	Tyrosin in Mol	0,0022 $a_1 - a_2$	0,00022 a_1	0,000044 $a_1 - a_0$	0,000022 a_0	0,000011 $a_0 - a?$				0,000011 Mol
E. Sonstige durch Alkalien und Fäulnis aus den Proteinstoffen entstehende N-haltige u. N-freie Verbindungen: $NH(CH_3)_2$	Dimethylamin in %	0,5 $a_1 r_2$	0,1 $a_1 r_1$							Wurde nicht bestimmt
$N(CH_3)_3$	Trimethylamin in %	0,5 $a_1 r_2$	0,1 $a_1 r_1$							
$CH_3 \cdot COOH$	Essigsäure in Mol	0,1 $a_1 r_2$	0,025 $a_1 r_1$	0,0125 a_2	0,01 $a_2 - a_1$	0,005 a_1	0,0025 a_0	0,002 $a_0 - a?$		0,002 Mol
$(COOH)_2 \cdot (CH_2)_2$	Bernsteinsäure in Mol	0,1 $a_1 r_2$	0,01 $a_1 r_2$	0,0066 $a_1 r_1$	0,0033 $a_1 - a_0$	0,0016 a_0	0,0011 $a_0 - a?$	0,001 $a?$		0,0011 Mol

6. Sonstige N-Verbindungen des Tier- und Pflanzenreiches:

	Amidoäthansulfonsäure,	Taurin	0,2	0,1	0,02	0,01	0,002	0,001	0,00085	0,00085
	$C_2H_4 \cdot (NH_2) \cdot SO_2 \cdot OH$	in Mol	$a_3 - a_4$	a_3	a_2	$a_2 - a_1$	$a_1 - a_0$	a_0	$a_0 - a?$	Mol
	Trimethylhydroxylglykokoll,	Betain	0,2	0,1	0,02	0,01	0,002	0,001	0,0006	0,0006
	$OH \cdot (CH_3)_3 \cdot N \cdot (CH \cdot COOH)$	in Mol	$a_3 - a_4$	a_3	a_2	$a_2 - a_1$	a_1	a_0	$a_1 - a?$	Mol

7. Säureamide:

α. ein-basischer Säuren	$CH_3 \cdot CO(NH_2)$	Acetamid	0,05	0,02	0,01	0,006	0,005			0,006 = 1 : 150 Mol
		in Mol	$a_1 - a_2$	$a_1 - a_0$	a_0	$a_0 - a?$	$a?$			
	$CH_3 \cdot CH_2 \cdot CO(NH_2)$	Propionamid	0,05	0,02	0,01	0,005	0,0025	0,00125	0,001	0,00125 = 1 : 800 Mol
		in Mol	$a_1 - a_2$	a_1	a_1	$a_1 - a_0$	a_0	$a_0 - a?$	?	
	$CH_3 \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO(NH_2)$	Butyramid	0,05	0,02	0,01	0,002	0,001	0,00066	0,0005	1 : 1400 — 1 : 1600 Mol
		in Mol	$a_1 - a_2$	$a_1 - a_2$	a_1	$a_1 - a_0$	$a - a_1$	$a_0 - a?$	?	
β. zwei-basischer Säuren	Amidobernsteinsäure-Halbamid, $COOH \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot CO \cdot (NH_2)$	Asparagin	0,1	0,05	0,02	0,01	0,0055	0,005		0,0055 = 1 : 160 Mol
		in Mol	a_2	$a_2 - a_1$	a_1	a_0	$a_0 - a?$	0		
	Bernsteinsäure-amid, $COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot (NH_2)$	Succinaminsäure [1])	0,1	0,05	0,025	0,014	0,0125	0,01		1 : 70 — 1 : 80 Mol
		in Mol	a_1	$a_1 - a_0$	a_0	$a_0 - a?$	$a_0 - a?$	0		
	$(NH_2) \cdot OC \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot (NH_2)$	Succinamid	0,1	0,05	0,033	0,025	0,02			1 : 30 — 1 : 40 Mol
		in Mol	a_0	a_0	$a_0 - a?$	$a_0 - a?$	0			
	$CH_2 - CO$ / $CH_2 - CO$ > NH	Succinimid	0,1	0,05						In jeder Konzentrat. völlig wirkungslos
		in Mol	0	0						

1) Dieses Präparat wurde in chemisch reinem Zustande hergestellt und gelangte sofort nach seiner Fertigstellung zur Untersuchung, da es schon nach 2—3 Tagen beginnt, sich in Bernsteinsäure und Ammoniak zu spalten.

Fortsetzung der Tabelle.

		Stoffe	Die Kapillarflüssigkeit enthält den Reizstoff in % resp. in Mol								Reizschwelle

II. Anorganische Verbindungen.

		Stoffe									Reizschwelle
	H_3PO_4	Ortho-Phosphorsäure in Mol	1 : 10	1 : 20	1 : 50	1 : 100	1 : 1000	1 : 10 000	1 : 50 000	1 : 100 000	1 : 100 000 Mol
			r_3	$a_2 r_2$	$a_3 r_1$	a_3	a_2	a_1	$a_1 — a_0$	$a_0 — a$?	
Salze von H_3PO_4	KH_2PO_4	Mono-Kaliumphosphat in Mol	1 : 10	1 : 20	1 : 50	1 : 500	1 : 1000	1 : 10 000	1 : 50 000	1 : 100 000	1 : 100 000 Mol
			$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	a_3	$a_3 — a_2$	a_2	a_1	$a_1 — a_0$	$a_0 — a$?	
	K_2HPO_4	Di-Kaliumphosphat in Mol	1 : 10	1 : 20	1 : 50	1 : 500	1 : 1000	1 : 10 000	1 : 50 000	1 : 100 000	1 : 100 000 Mol
			$a_3 r_2$	$a_3 r_1$	a_3	$a_3 — a_2$	a_2	a_1	$a_1 — a_0$	$a_0 — a$?	
	K_3PO_4	Tri-Kaliumphosphat in Mol	1 : 10	1 : 20	1 : 50	1 : 500	1 : 1000	1 : 10 000	1 : 50 000	1 : 100 000	1 : 100 000 Mol
			$a_3 r_3$	$a_3 r_1$	a_3	$a_3 — a_2$	a_2	a_1	$a_1 — a_0$	$a_0 — a$?	
	K_2HPO_3	Phosphorigsaures Kalium in Mol	1 : 10	1 : 20	1 : 50	1 : 100	1 : 200	1 : 1000	1 : 10 000	1 : 50 000	1 : 100 000 Mol[1]
			r_2	$a_2 r_1$	a_2	a_2	a_2	$a_2 — a_1$	$a_1 — a_0$	a_0	
	KH_2PO_2	Unterphosphorigsaures K. in Mol	1 : 10	1 : 100	1 : 200	1 : 400	1 : 800	1 : 1000	1 : 2000	1 : 3000	1 : 3000 — 1 : 4000 Mol
			r_3	r_2	r_1	$a_1 — a_0$	a_0	a_0	a_0	$a_0 — a$?	

1) Obwohl die Reizschwelle des Kaliumphosphites mit denen der Ortho-Phosphorsäure und ihren drei Salzen übereinstimmt, so gleicht doch seine Reizwirkung nicht der, wie sie von den Ortho-Verbindungen hervorgerufen wird. Diese Tatsache äußert sich bei der ganzen Versuchsreihe mit Kaliumphosphit in einer deutlich geringeren Stärke der Ansammlung.

Prüfung erkennen, daß bestimmte Stoffgruppen der Eiweißkörper in chemotaktischer Hinsicht besonders wirksam sind. Dies gilt in hohem Maße für die Gruppe der Globuline, sowohl tierischer als pflanzlicher Abkunft, die sich insgesamt durch eine glänzende Chemotaxis und eine ungemein tiefe Reizschwelle auszeichnen (R = 0,00012 % [Globulin] bis R = 0,000025 % [Vitellin aus Pflanzen]). Den Globulinen schließt sich hinsichtlich der Reizwirkung zunächst die Gruppe der Nucleoproteide inkl. der Paranucleoproteide an (R = 0,00021 % [Nuclein] bis R = 0,00018 % [Casein]). Es folgt sodann die Gruppe der Enzyme mit R = 0,0004 % (Pepsin) bis R = 0,00014 % (Trypsin), während den eigentlichen Albuminen die relativ geringste Reizwirkung unter den genuinen Eiweißkörpern zufällt (R = 0,0022 % [Albumin aus Pflanzen] bis R = 0,0005 % [Albumin aus Eiweiß]).

Immerhin darf man diesem Sachverhalt nicht allzu großen Wert beimessen, da Ausgangsmaterial, Herstellungsverfahren der Präparate und andere Faktoren ohne Zweifel einen Einfluß auf den auszulösenden, chemotaktischen Effekt haben werden.

Ein ähnlicher Reizwert wie den eigentlichen Albuminen gebührt den denaturierten Proteinstoffen mit einem Schwellenwert von 0,0004 % (Protalbumose) bis 0,0008 % (Alkali-Albuminat). Nur die Dysalbumose und Hemialbumose zeigen mit 0,004 % bezw. 0,0078 % relativ hohe Reizschwellen.

Aber nicht nur die hochmolekularen genuinen und denaturierten Proteinkörper, deren Konstitution mehr oder weniger in Dunkelheit gehüllt ist, spielen die Rolle glänzender Chemotaktika gegenüber den *Saprolegnia*-Zoosporen, sondern auch die Spaltprodukte und verwandte Körper, deren Molekulargewicht und Konstitution uns genau bekannt sind, üben zum größten Teile eine vorzügliche Reizwirkung aus, z. B. die Nucleinsäure (R = 0,00033 %) und ihre Spaltprodukte, die Nucleinbasen, ferner die Körper aus der Gruppe des Harnstoffs und vor allem die ein- und zweibasischen Monoamidosäuren der aliphatischen Reihe. Im übrigen verweise ich auf Tabelle IV. — Zu erwähnen ist die Tatsache, daß auch der Harnstoff, das Endprodukt der tierischen Spaltung der Eiweißkörper, eine chemotaktische Reizwirkung auszulösen vermag.

Durchmustern wir die stattliche Zahl der in Tabelle IV unter I. aufgeführten, organischen Verbindungen auf ein gemeinsames Merkmal hin, so fällt sofort als solches der Gehalt an Stickstoff auf. Nur zwei Verbindungen, die Essigsäure und Bernsteinsäure, stehen

außerhalb dieses gemeinsamen Kennzeichens. Sie sind unter den geprüften Stoffen die einzigen organischen Stickstoff-freien Körper, die eine chemotaktische Wirkung, wenn allerdings auch nur eine sehr mäßige, hervorzurufen imstande sind.

Die Essigsäure wirkt zwischen den Werten 0,1—0,002 Mol und die Bernsteinsäure zwischen $^1/_{80}$—$^1/_{900}$ Mol positiv chemotaktisch. Andere ein- und zweibasische Säuren der Fettreihe (Glutarsäure), ferner die verschiedenen Oxysäuren, wie Milchsäure, Äpfelsäure, Weinsäure, Zitronensäure vermochten in keiner Konzentration eine positive Chemotaxis, sondern wegen der abdissoziierten $H^{\cdot}$-Ionen nur negative Chemotaxis hervorzurufen. Nach Stange[1]) soll aber eine 0,012-proz. Weinsäurelösung eine anlockende Wirkung auf die *Saprolegnia*-Zoosporen ausüben. Ich kann mich auf Grund eingehender und vielfach wiederholter Versuche diesem Befunde Stanges nicht anschließen.

Sehr wahrscheinlich spielen die Anionen $(CH_3 \cdot COO)'$ und $(OOC\ CH_2{-}CH_2\ COO)''$[2]) die Rolle des chemotaktisch wirksamen Agens der Essigsäure bezw. Bernsteinsäure, da die Salze dieser beiden Säuren eine ähnliche Reizwirkung ausüben.

Die mäßige chemotaktische Wirkung der beiden Säuren erklärt sich vielleicht aus der geringen Konzentration der vorhandenen Essigsäure- bezw. Bernsteinsäure-Anionen, denn der dissoziierte Anteil einer Essigsäurelösung von $^1/_{128}$ Mol beträgt nur 4,68 %[3]). Außerdem müssen wir bedenken, daß der chemotaktische Effekt in diesen beiden Fällen die Resultante darstellt zwischen den in negativem Sinne wirkenden $H^{\cdot}$-Ionen und den positiv chemotaktisch wirksamen Anionen.

Das Verhalten der Essigsäure und Bernsteinsäure, chemotaktisch wirksam zu sein, findet vielleicht seine Erklärung in der Tatsache, daß diese beiden Säuren regelmäßig bei der Fäulnis der Proteinstoffe im Vereine mit den übrigen, zahlreichen, stickstoffhaltigen Körpern auftreten; und wie letztere vorzügliche Reizmittel für die Zoosporen sind, so hat sich auch den beiden stickstofffreien Säuren gegenüber eine chemotaktische Reizempfindlichkeit entwickelt. —

---

1) B. Stange, Über chemotaktische Reizbeweg. Bot. Ztg., Bd. 48, 1890, S. 125.

2) Es ist nicht unmöglich, daß auch das Anion $(HCOO \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot COO)'$ chemotaktisch wirksam ist.

3) Vgl. W. Ostwald, Über die Affinitätsgrößen organischer Säuren. Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 3, 1889, S. 170; S. 418 (Nachtrag).

Im Anschluß an diese Diskussion über die organischen Chemotaktika möchte ich noch einige Beziehungen zwischen ihrer chemischen Konstitution und ihren chemotaktischen Reizwirkungen darlegen. Es handelt sich um die ein- und zweibasischen Monoamidosäuren und die Säureamide.

Eine sehr wichtige Rolle spielt der Gehalt an N, in Form der einwertigen Amidogruppe NH_2, sowie ihre Stellung im Molekül. Während die Essigsäure selbst nur ein mäßiges Chemotaktikum (0,1—0,002 Mol) repräsentiert und ihre Homologen überhaupt keine positive Chemotaxis auslösen, so wird durch die Substitution eines H-Atomes der unverzweigten Alkylgruppe durch (NH_2) eine gewaltige Steigerung des chemotaktischen Effektes herbeigeführt. Man vergleiche:

Amido-essigsäure	R = 0,00025 Mol
α-Amido-propionsäure . . .	R = 0,00012 „
α-Amido-n-buttersäure . . .	R = 0,00012 „
δ-Amido-n-valeriansäure . . .	R = 0,00012—0,00010 Mol

Aus diesen Werten für R erkennt man außerdem, daß mit steigendem Molekulargewicht der Amidosäuren eine gewisse Erniedrigung der Reizschwelle Hand in Hand geht.

Ganz das analoge Verhalten können wir bei den zweibasischen Säuren, der Bernsteinsäure und Glutarsäure beobachten:

Bernsteinsäure	R = 0,0011 Mol
Amidobernsteinsäure . . .	R = 0,00016 „
Glutarsäure	R = 0 Mol
α-Amidoglutarsäure	R = 0,00016—0,00012 Mol

Aus der folgenden Zusammenstellung erkennen wir ferner, daß es für die chemotaktische Reizwirkung durchaus nicht gleichgültig ist, ob wir die Amido-Verbindung der normalen Säure mit unverzweigter Kohlenstoffkette oder die der Iso-Säure mit verzweigter Kette zur Anwendung bringen:

α-Amido-n-buttersäure . . .	R = 0,00012 Mol
α-Amido-iso-buttersäure . .	R = 0,01 „
δ-Amido-n-valeriansäure . .	R = 0,00012 Mol
α-Amido-iso-valeriansäure . .	R = 0,005 „

Hat man nicht gut empfindliches Schwärmermaterial zur Verfügung, so erzielt man selbst bei höheren Konzentrationen der Amido-Iso-Säuren keine chemotaktische Wirkung.

Hieraus geht deutlich hervor, daß den Iso-Körpern ein bei weitem geringerer Reizwert gebührt als den normalen Verbindungen.

Der Perzeptionsapparat der Zoosporen ist also wohl befähigt, den Konstitutionsunterschied zwischen den normalen und den isomeren Amido-Verbindungen zu empfinden.

Diese Erscheinung erinnert sofort an das Verhalten der Farnsamenfäden, die nach Pfeffer[1]) auf Maleinsäure positiv chemotaktisch reagieren, während das Stereoisomer der Maleinsäure, die Fumarsäure, gänzlich wirkungslos ist. Gerade das umgekehrte Verhältnis waltet bekanntlich nach Shibata[2]) bei den Isoetes-Spermatozoiden ob. —

Ebenso wie die Einführung der Amido-Gruppe in das Säuremolekül, so ist auch ihre Stellung in diesem auf die chemotaktische Reizwirkung von wesentlicher Bedeutung.

Hiervon können wir uns leicht überzeugen, wenn wir die Säureamide ($C_nH_{2n+1} \cdot CONH_2$), die durch den Ersatz des Hydroxyls (OH) der Carboxyl-Gruppe $-C\langle{}^{O}_{OH}$ durch NH_2 charakterisiert sind, auf ihre chemotaktische Wirkung hin prüfen. Wir rekapitulieren:

Acetamid	R = $^1/_{150}$ Mol
Propionamid . . .	R = $^1/_{800}$ „
Butyramid	R = $^1/_{1400}$—$^1/_{1600}$ Mol.

Diese Reizschwellen stehen weit zurück hinter denen der entsprechenden Amido-Säuren; ebenso kann die von den Säureamiden selbst in den höheren Konzentrationen ($^1/_{20}$ Mol) hervorgerufene chemotaktische Wirkung nicht im mindesten mit dem Reizeffekt der Amidosäuren verglichen werden. Dies zeigen am deutlichsten die spez. Beobachtungen.

Es sei darauf hingewiesen, daß auch in diesem Falle mit zunehmendem Molekulargewicht der Homologen eine Erniedrigung der Reizschwelle zu konstatieren ist.

Ein anderes Beispiel, das die Abhängigkeit der chemotaktischen Reizwirkung von der Stellung der Amido-Gruppe im Molekül besonders deutlich illustriert, ist in der Bernsteinsäure gegeben.

Sie selbst löst zwischen den Werten $^1/_{80}$—$^1/_{900}$ Mol (= R) eine mäßige, positive Chemotaxis aus, hingegen gebührt der Amido-Bernsteinsäure (Asparaginsäure) $COOH \cdot CH_2 \cdot CH \cdot (NH_2) \cdot COOH$

1) W. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, S. 382.

2) Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatoziden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 571 u. 603.

ein glänzender chemotaktischer Wirkungsgrad, R = 0,00016 Mol. In einem auffällig starken Gegensatze steht hierzu das Bernsteinsäure-amid (Succinaminsäure) $COOH \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO \cdot (NH_2)$, das nur eine schwache Chemotaxis bewirkt; die untere Reizschwelle ist schon bei dem Werte $^1/_{70}$—$^1/_{80}$ Mol erreicht. Kombinieren wir nun die verschiedene Stellung der Amido-Gruppe der Asparagin- und Succinaminsäure in einem Molekül, so erhalten wir das Halbamid der Amido-Bernsteinsäure, das Asparagin: $COOH \cdot CH_2 \cdot CH(NH_2) \cdot CO(NH_2)$. Seine chemotaktische Wirkung stellt gewissermaßen die Resultante zwischen der Wirkung der Amido-Bernsteinsäure und der Succinaminsäure dar: das Asparagin repräsentiert ein gutes Chemotaktikum, besonders in höheren Konzentrationen, dessen Reizschwelle allerdings auch schon mit $^1/_{150}$ Mol gegeben ist. Führen wir aber in das Molekül der Succinaminsäure an Stelle des Hydroxyls des zweiten Carboxyls noch eine (NH_2)—Gruppe ein, so erhalten wir das Succinamid: $(NH_2)OC \cdot CH_2 \cdot CH_2 \cdot CO(NH_2)$. Dessen Reizwirkung ist nur sehr schwach und findet schon bei $^1/_{30}$—$^1/_{40}$ Mol ihre Grenze.

Somit ist mit fortschreitender NH_2-Substitution in die Carboxylgruppen eine beträchtliche Schwächung der chemotaktischen Wirkung verbunden. Das Succinimid: $\begin{matrix} CH_2-CO \\ CH_2\ \ CO \end{matrix}\!\!>NH$ ist völlig wirkungslos.

Die chemotaktischen Reizbewegungen der *Saprolegnia*-Zoosporen gegen die Ortho-Phosphorsäure und ihre ein- und zweibasischen Salze der Alkalimetalle ermittelt zu haben, ist das Verdienst Stanges.

Ich habe die Untersuchungen auf das drei-basische K-Salz der Ortho-Phosphorsäure, sowie auf das Kaliumphosphit und Kaliumhypophosphit ausgedehnt.

Stange hat seinerzeit (1889) mit prozentualen Lösungen gearbeitet und aus leicht begreiflichen Gründen in keiner Weise den Ionisationsverhältnissen dieser anorganischen Körper Rechnung getragen.

Es sei mir deshalb gestattet, diese chemotaktischen Reizvorgänge im Lichte der Dissoziationstheorie zu beleuchten.

Zunächst die freie Ortho-Phosphorsäure H_3PO_4. Sie trägt völlig den Charakter einer starken Säure, sie ist jedoch beträchtlich weniger ionisiert wie die Salzsäure, denn eine $^1/_{10}$-molare Lösung von H_3PO_4 enthält nur $^1/_4$ soviel $H^{\cdot}$-Ionen als eine $^1/_{10}$-molare Lösung von HCl[1]). Die Dissoziation liefert hauptsächlich $H^{\cdot}$- und

1) W. Ostwald, Grundlinien der anorgan. Chemie, 1904, S. 376.

H_2PO_4'-Ionen, deren Masse von dem durch den Verdünnungsgrad gegebenen, jeweiligen Gleichgewichtszustand:

$$H_3PO_4 \rightleftarrows H^{\cdot} + H_2PO_4'$$

abhängig ist. Da nun schon eine Lösung von $^1/_{6400}$ Mol H_3PO_4 fast vollkommen, nämlich zu 97,9 %, ionisiert ist[1]) und diese noch eine gut-chemotaktische Reizwirkung auslöst, so müssen wir den Schluß ziehen, daß das wirksame Agens das H_2PO_4'-Ion ist. Infolge der in negativem Sinne wirksamen $H^{\cdot}$-Ionen stellt diese Chemotaxis eine Resultante dar aus zwei in verschiedenem Sinne wirkenden Kräften.

Die Reaktion des primären Kaliumphosphates ist sauer, die des sekundären schwach basisch und die des tertiären stark basisch. Die Ursache hiervon verdient wegen der chemotaktischen Interferenzerscheinungen etwas näher betrachtet zu werden.

Die saure Reaktion des Salzes KH_2PO_4 ist darin zu suchen, daß sein Anion H_2PO_4' noch imstande ist, sich in sehr geringem Maße in $H^{\cdot}$ und HPO_4'' zu ionisieren, wodurch freie $H^{\cdot}$-Ionen in die Lösung kommen[2]). Wir haben es in diesem Falle gleichzeitig mit den repulsiv wirkenden $H^{\cdot}$-Ionen und den attraktiv wirkenden H_2PO_4'- und HPO_4''-Ionen zu tun. Das Kation $K^{\cdot}$ ist unbeteiligt, da alle übrigen K-Salze indifferent sind.

Die schwach alkalische Reaktion des Salzes K_2HPO_4 muß seiner Hydrolyse zugeschrieben werden. Dieses Salz ist in verdünnter Lösung größtenteils in 2 $K^{\cdot}$ und HPO_4'' ionisiert. Da die HPO_4''-Ionen in geringem Maße die Tendenz besitzen, sich mit $H^{\cdot}$-Ionen, deren Quelle das Wasser ist, zu H_2PO_4' zu vereinigen, so müssen die nunmehr entstehenden, freien OH'-Ionen des Wassers ihre alkalische Reaktion zur Geltung bringen. Es treten also bei vollkommener Dissoziation, d. h. bei genügend starker Verdünnung ausschließlich die folgenden, chemotaktisch wirksamen Ionen auf: HPO_4'', H_2PO_4' und OH'; die beiden letzten einwertigen Anionen stehen aber den HPO_4''-Ionen bei weitem an Masse nach. Wie aus den spez. Beobachtungen erhellt, kommt diesem Salze die gleiche Reizschwelle wie dem einbasischen zu. Wir sind somit zu dem Schlusse berechtigt, daß auch dem zweiwertigen HPO_4''-Ion derselbe Reizwert gebührt wie dem einwertigen H_2PO_4'-Ion. Wie

1) Vgl. O. F. Tower, Studien über Superoxyd-Elektroden. Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 18, 1895, S. 32, Tabelle 21.

2) W. Ostwald, Grundlinien der anorgan. Chemie, 1904, S. 376, 377.

bei der freien Phosphorsäure und ihrem einbasischen Salze die $H^{\cdot}$-Ionen, so wirken bei dem zweibasischen Salze die OH'-Ionen in negativem Sinne auf die positive Chemotaxis ein. Ganz analog ist die Erklärung für die sehr stark alkalische Reaktion des Salzes K_3PO_4.

In seiner Lösung befinden sich die Ionen PO_4''', die eine bei weitem kräftigere Vereinigungstendenz mit $H^{\cdot}$-Ionen besitzen als die HPO_4''-Ionen, also die Anwesenheit von einer noch größeren Anzahl nicht durch $H^{\cdot}$ kompensierter OH'-Ionen des Wassers verursachen. Schon eine $^1/_{50}$ molare Lösung von K_3PO_4 ist beinahe vollkommen im Sinne der Gleichung

$$K_3PO_4 + H \cdot OH = K_2HPO_4 + KOH$$

hydrolysiert[1]). Somit finden auch die starken Repulsionserscheinungen des K_3PO_4 in höheren Konzentrationen ihre Erklärung. Das wirksame Agens ist auch hier wieder das HPO_4''-Ion, weshalb auch die Reizschwelle dieses dreibasischen Salzes mit dem des zweibasischen übereinstimmen muß. —

Das normale phosphorigsaure Kalium K_2HPO_3 — denn die Säure H_3PO_3 ist nur zweibasisch — liefert bei seiner Dissoziation vorwiegend HPO_3''-Ionen[2]). Da die Reizschwelle dieses Salzes bei 0,00001 Mol liegt, also bei einer Verdünnung, wo völlige Dissoziation eingetreten ist, so müssen wir den Schluß ziehen, daß die Rolle des chemotaktisch wirksamen Agens dem normalen Phosphition HPO_3'' zufällt. Obwohl seine Reizschwelle der des Phosphations gleichkommt, so steht doch die Stärke der Reizwirkung deutlich hinter der der Phosphationen zurück.

Schließlich wollen wir noch die Chemotaxis des Kaliumhypophosphites KH_2PO_2 näher präzisieren.

Aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es mit dem wirksamen Hypophosphition H_2PO_2' zu tun[3]). Dessen positiv chemotaktische Reizwirkung ist sehr gering und wird durch die Schwellenwerte $^1/_{400}$ und $^1/_{3000}$ Mol begrenzt. Die starken Repulsionserscheinungen dieses Salzes, die selbst noch bei $^1/_{200}$ Mol deutlich zu konstatieren sind, dürften wohl in der Resultantenwirkung der sehr schwach anlockenden H_2PO_2'-Ionen und der stark repulsiv wirkenden $H^{\cdot}$-Ionen ihre Erklärung finden.

---

1) Vgl. John Shields, Über Hydrolyse in wässerigen Salzlösungen. Zeitschr. f. physik. Chemie, 12. Bd., 1893, S. 180, 187.

2) W. Ostwald, a. a. O., S. 380.

3) W. Ostwald, a. a. O., S. 383.

Aus diesen Erörterungen entnehmen wir, daß den Ionen H_2PO_4' und HPO_4'' ein vorzüglicher und gleicher Reizwert gebührt, hingegen dem HPO_3''-Ion ein etwas schwächerer und dem H_2PO_2'-Ion ein sehr schwacher. Die Frage, ob diese Stufenfolge der chemotaktischen Effekte mit der Abnahme der O-Atome in den wirksamen Ionen in Verbindung zu bringen ist, will ich nur ausgesprochen haben.

Kapitel IV. Physiologische Qualität der Chemotaxis.

Ein chemischer Reiz, der in bestimmter Richtung auf eine freibewegliche Zelle einwirkt, kann eine zweifache Reaktion des Organismus veranlassen, erstens eine solche, die in Beziehung zur Richtung des Reizes steht, und zweitens eine Reflexbewegung, die nur von dessen Qualität und Intensität abhängig ist.

Das Konzentrationsgefälle eines Reizstoffes kann aber einen derart richtenden Reiz auf die Zelle nur dann ausüben, wenn diese auch befähigt ist, die Richtung der stärksten Konzentrationszunahme bezw. Abnahme wahrzunehmen; anderenfalls wirkt es als diffuser Reiz, der nur eine Reflexbewegung auszulösen vermag.

Diese beiden prinzipiell verschiedenen Arten der Chemotaxis hat Rothert[1]) als strophische und apobatische unterschieden, während Pfeffer[2]) hierfür die Bezeichnung Topo-Chemotaxis und Phobo-Chemotaxis vorgeschlagen hat.

Bei den chemotaktisch reizbaren Organismen finden sich bekanntlich beide Arten der Reaktion; die Spermatozoiden der meisten Archegoniaten sind Vertreter der zu topo-chemotaktischen Reaktionen befähigten Organismen[3]), während die Bakterien, Flagellaten und Infusorien auf chemische Reize phobo-chemotaktisch reagieren[4]).

Gelangt ein topistisch reagierender Organismus in das Konzentrationsgefälle eines Reizstoffes, so ändert er plötzlich durch Drehung seiner Körperachse die innegehabte Bewegungsrichtung, stellt sich in die Richtung der Diffusionsradien ein und schwimmt

1) Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora, Bd. 88, 1901, S. 393.

2) W. Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, II. Bd., 1904, II. Aufl., S. 755.

3) W. Pfeffer, ebenda, S. 801, 812.

4) Vgl. Rothert, a. a. O., Kap. VI, S. 388; ferner Jennings: On the movements and motor reflexes of the flagellata and ciliata. Amer. Journ. of Physiology, Vol. 3, 1900; Jennings and Crosby, The manner, in which bacteria react to stimuli, especially to chemical stimuli. Amer. Journ. of Phys., Vol. 6, 1901.

so direkt nach dem Orte der optimalsten (höheren) Konzentration, wenn die Reaktion positiv ist (Pros-Chemotaxis nach Rothert); ist sie dagegen negativ, so schwimmt der Organismus nach der Stelle niedrigerer Konzentration.

Meist ruft jeder Reizstoff in geringerer Konzentration positive und in höherer negative Chemotaxis hervor, deren Zustandekommen allerdings wegen der zu geringen Löslichkeit des Reizstoffes oder aus anderen Gründen oft unterbunden sein kann. Meine Beobachtungen geben hierfür Belege ab.

Daß aber nicht jedes positive Chemotaktikum mit genügender Erhöhung der Konzentration negative Chemotaxis hervorrufen muß, geht aus dem Verhalten der Moos-Spermatozoiden hervor, die selbst durch eine 15-proz. Rohrzuckerlösung noch nicht abgestoßen werden[1]).

Das Konzentrations-Optimum, d. h. die Konzentration, bei welcher der Übergang von der positiven zur negativen Reaktion stattfindet, liegt bei den einzelnen Organismen für die verschiedenen Reizstoffe verschieden; bei manchen Reizstoffen liegt es sogar unterhalb der Grenze der Wahrnehmbarkeit, sie lösen also nur negative Chemotaxis aus, wie es z. B. die $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen den Chytridiaceen- und Saprolegniaceen-Zoosporen gegenüber tun, während das $H^{\cdot}$-Konzentrationsoptimum für die Schwärmsporen der Myxomyceten nach Kusano[2]) durch eine $^1/_{600}$ molare Lösung einer gut dissoziierten Säure gegeben ist.

Ganz anders reagieren die Organismen, die einen chemischen Reiz in phobo-chemotaktischer Weise beantworten. Jennings[3]) bezeichnet diese Art der Reaktion kurz mit „Motorreflex". Beim Eintritt in eine bestimmte Konzentration des Reizstoffes erfolgt eine Reflexbewegung, die ganz unabhängig von der Richtung des stärksten Konzentrationsgefälles ist. Sie besteht meist in einem plötzlichen Rückwärtsschwimmen, mit folgendem Anhalten, einer Drehung, deren Richtung wohl durch den Bau des Organismus bestimmt ist und schließlich in einem erneuten Vorwärtsschwimmen usw., wobei wahrscheinlich der Austritt aus dem Konzentrations-

1) Vgl. W. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1884, S. 432.

2) S. Kusano, Studies on the chemotactic and other related reactions of the swarm-spores of Myxomycetes. Journ. of the College of Agriculture, Imperial-University of Tokyo, 1909, Vol. II, No. 1, p. 79.

3) Jennings, On the movement and motor reflexes of the flagellata and ciliata. Amer. Journ. of Physiology, Vol. 3, 1900.

optimum als Reizanlaß wirkt. Diese Phobotaxis (Motorreflex) ist positiv, wenn sie beim Eintritt in weniger konzentriertes Medium, negativ, wenn sie beim Eintritt in höher konzentriertes erfolgt.

Topo- und phobo-taktische Reaktionsfähigkeit können bei demselben Organismus dem gleichen Reizstoff gegenüber ausgebildet sein. Pfeffer[1]) z. B. gibt für die topochemotaktisch reagierenden Farnspermatozoiden an, daß sie vielfach beim Übergang von der konzentrierteren in die verdünntere Lösung des Reizstoffes „zurückprallen“[2]).

Die gleiche Beobachtung habe ich besonders bei den *Saprolegnia*-Zoosporen machen können, die durch eine mäßige Konzentration eines guten Reizstoffes in die Kapillare eingefangen wurden. Bei ihrem Bestreben nach gleichmäßiger Verteilung an die Kapillarmündung gelangt, reagierten die meisten Individuen mit einem plötzlichen, stoßartigen Rückwärtsschwimmen nach dem Inneren der Kapillare.

Soweit meine Untersuchungen und Beobachtungen reichen, habe ich mit Ausnahme des letztgeschilderten Falles niemals Anhaltspunkte für eine phobochemotaktische Reaktion der Chytridiaceen- und Saprolegniaceen-Zoosporen finden können, wohl aber solche, die für die topotaktische Reaktion sprechen. Immerhin ist eine solche auf direkter Beobachtung des Bewegungsmodus beruhende Entscheidung nicht leicht zu treffen, besonders wenn es sich um so kleine und rasch bewegliche Organismen handelt, wie sie die *Rhiz. sphaer.*- und *Pseudolpidium*-Schwärmer repräsentieren. Dieser Entscheidung werden noch umsomehr Schwierigkeiten bereitet, als nach Rothert[3]) für die phobo-taktische Reaktion die „wimmelnde“ Bewegung der Organismen und die zunächst stets vor der Kapillarmündung entstehende Ansammlung — auch wo keine Repulsivwirkung vorliegt — besonders typisch sind.

Diese beiden Charakteristika sind bei dem untersuchten Schwärmermaterial oft sehr deutlich wahrzunehmen. Doch dürfte die wimmelnde Bewegung der Schwärmer und die Ansammlung vor der Kapillarmündung mit Sicherheit auf die Repulsivwirkungen des zu konzentriert gebotenen Chemotaktikums zurückzuführen sein. Denn diese Merkmale sind nicht mehr zu konstatieren, wenn die

---

1) W. Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, 1904, S. 757.

2) Vgl. auch K. Shibata, Weit. Mitteil. über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Sonderabdr. aus: „The Botan. Magazine, Vol. XIX, No. 226, 1905, p. 129.

3) Rothert, a. a. O., S. 390.

Konzentration des Reizstoffes hinreichend erniedrigt wird; es erfolgt auch dann noch eine rasche und sehr reichliche Ansammlung in der Kapillare. —

Ganz ähnlich, wie Lidforss[1]) habe auch ich direkte Beobachtungen gesammelt, die unbedingt für die topotaktische Reaktion der untersuchten Chytridiaceen- und Saprolegniaceen-Zoosporen sprechen[2]).

So sei in erster Linie darauf hingewiesen, wie außerordentlich rasch und massenhaft die Schwärmsporen bei gewissen Reizstoffen in die Kapillare eindringen. Wenn z. B. eine Kapillare, die mit einer kaltgesättigten Lösung von Proteinsubstanz oder Diastase beschickt ist, innerhalb 20 Sekunden auf eine Strecke von 1,5 bis 2 mm mit einem dichten Pfropf von *Rhiz. poll.*-Zoosporen erfüllt ist, so kann eine derartige Ansammlung nicht phobotaktischer Natur sein, da sie unmöglich in einem zufälligen Hineingeraten der Schwärmer in die Kapillare, sondern nur in einer räumlich orientierenden Reizwirkung des Konzentrationsgefälles ihre Erklärung findet.

Ebenso spricht der Reaktionsverlauf bei den übrigen Chytridiaceen- und besonders den *Saprolegnia*-Zoosporen sehr deutlich für die topistische Natur ihrer Ansammlungen. So beobachtete ich in einem konkreten Falle, daß eine mit 0,42 % Diastase-Lösung beschickte Kapillare nach 30 Sekunden auf eine Länge von 2 bis 3 mm mit *Saprolegnia*-Zoosporen dicht vollgepfropft war.

Eine weitere Beobachtung, die den topistischen Charakter der Chemotaxis der untersuchten Schwärmzellen als gewiß erscheinen läßt, ist folgende. Es steuerten nämlich die Zoosporen, die zufällig die Bewegungsrichtung nach der Kapillarmündung inne hatten und in das Konzentrationsgefälle des Reizstoffes gerieten, direkten Weges in die Kapillare hinein. Ferner war oft zu sehen, wie die Schwärmer, die in einer die Diffusionsradien schneidenden Richtung in das Konzentrationsgefälle gelangten, mit einer plötzlichen, scharfen Wendung auf den gebotenen Reiz reagierten und sich mit ihrer Längsachse in die Linie der stärksten Konzentrationszunahme einstellten. Dies Phänomen ist besonders dann gut zu beobachten, wenn die Zoosporen aus inneren oder äußeren Gründen ihre Be-

1) B. Lidforss, Über die Reizbewegungen der *Marchantia*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, S. 65.

2) Vgl. Rothert, a. a. O., S. 373, 388, wo die positive Chemotaxis der *Saprolegnia*-Zoosporen gegen Fleischextrakt als topistisch charakterisiert ist.

wegung etwas verlangsamt haben und das Präparat nicht zu zahlreiche Individuen enthält.

Auch das tiefe und rasche Eindringen der Zoosporen in die Kapillare, wie es bei entsprechenden Konzentrationen des Reizstoffes stattfindet, spricht unbedingt für eine Richtungsbewegung und nicht für eine phobistische Reaktion.

Kapitel V. Das Verhalten der osmotisch wirksamen Stoffe.

Neben dem eben erörterten spezifisch chemischen Reiz kann eine Lösung auch einen solchen ausüben, der allein der osmotischen, also der physikalischen Leistung des Stoffes zu verdanken ist. Diese Reaktion, bekanntlich als Osmotaxis bezeichnet, wurde schon von Pfeffer[1]) bei den Farnspermatozoiden und von Stahl[2]) bei den Myxomyceten-Plasmodien beobachtet, aber erst von Massart[3]) eingehend an zwei Bakterienarten studiert und in ihrem Wesen erfaßt.

Aus meinen Beobachtungen gegenüber Lösungen von Elektrolyten (KNO_3, NaCl, Na_2SO_4) und Nichtelektrolyten (Rohrzucker), die in den verschiedensten Konzentrationen zur Anwendung gelangten, glaube ich mit Sicherheit schließen zu können, daß den Chytridiaceen- und Saprolegniaceen-Zoosporen eine osmotaktische Reizbarkeit abgeht.

So steuerten die Zoosporen bei ihrem Bestreben nach gleichmäßiger Verteilung ohne Anstand in eine Kapillare, die nacheinander eine molare Lösung von KNO_3 (= 10,1%), NaCl (= 5,85%), Na_2SO_4 (= 14,2%) und Rohrzucker (= 34,2%) enthielt, in oder vor der sie fast augenblicklich ihren Tod fanden. Irgendwelche Repulsionserscheinungen wurden hierbei niemals beobachtet. Ihr Fehlen konnte noch dadurch einwandsfrei konstatiert werden, daß eine Kapillare, die eine hochkonzentrierte Lösung eines Elektrolyten oder Nichtelektrolyten enthielt, gleichzeitig mit einer schwachen Lösung eines guten Chemotaktikums beschickt wurde. Unter der Reizwirkung des Chemotaktikums fand eine vollkommen normale Ansammlung in der Kapillare statt, nur sistierten die Zoosporen

1) W. Pfeffer, Lokom. Richtungsbew. d. chem. Reize. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, Bd. I, S. 386 und Über chemot. Beweg. von Bakterien usw., Bd. II, S. 626.

2) Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Ztg., 1884, S. 166.

3) Massart, Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines. Arch. de Biologie, 1889, T. 9, S. 529.

infolge der Wasser entziehenden Wirkung der hochkonzentrierten Lösung sehr rasch ihre Bewegung.

Das Ausbleiben der Repulsivwirkungen kann nur auf einen Mangel an osmotaktischer Reizempfindlichkeit der Chytridiaceen- und *Saprolegnia*-Zoosporen zurückgeführt werden, es sei denn, daß die Plasmahaut dieser Zoosporen für die in Rede stehenden Körper vollkommen permeabel ist und somit eine Wasserentziehung (Depression des Turgors), die Grundbedingung für den osmotaktischen Reizvorgang, unmöglich eintreten kann[1]).

Gegen diese Annahme sprechen aber wieder die deutlich zu beobachtenden Schrumpfungen des Plasmakörpers.

Nach Rothert[2]) kommt allerdings den *Saprolegnia* Zoosporen neben der positiven Chemotaxis eine deutliche Aposmotaxis zu, die sich darin äußert, daß die Zoosporen in eine Kapillare mit 1 % Fleischextrakt nicht eindringen, sondern sich vor der Kapillarmündung ansammeln.

Nach meinen Erfahrungen erscheint mir der Hinweis nicht unangebracht, ob die beobachteten Repulsionserscheinungen nicht in erster Linie auf die hohe Konzentration des stark chemotaktisch wirksamen Stoffgemisches und die abdissoziierten $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen der Phosphate zurückzuführen seien.

Kapitel VI. Die Repulsion durch die freien Säuren und Alkalien.

Schon in Kapitel III über die positive Chemotaxis haben wir konstatiert, daß die freie Ortho-Phosphorsäure und ihre drei Salze in höheren Konzentrationen stark repulsiv wirken, und daran die Behauptung geknüpft, daß wir es bei diesen chemotaktisch reizenden Elektrolyten mit einer Resultantenwirkung zu tun hätten, deren positiv chemotaktisch wirkende Komponente durch die Phosphorsäure-Ionen und deren negative Komponente durch die $H^{\cdot}$- resp. OH'-Ionen gegeben seien.

Bei $^1/_{50}$ Mol freier Ortho-Phosphorsäure ist das Reizoptimum gelegen, bei dem sich Anziehung und Abstoßung das Gleichgewicht halten; es äußert sich in einer sehr starken Ansammlung der Zoosporen dicht vor der Kapillarmündung, in die sie nur nach

1) Vgl. Massart, a. a. O., S. 528 und Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerschein. Flora, Bd. 88, 1901, S. 406 (Kap. VIII) u S. 409.

2) Rothert, Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbeweg. der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, S. 31.

langem Widerstreben einzudringen versuchen. Bei nur wenig höheren Konzentrationen ist eine deutliche Repulsivwirkung unverkennbar.

Ebenso ergaben orientierende Versuche, daß die Schwärmsporen der Chytridiaceen vor der Mündung einer Kapillare, die neben der Lösung eines guten Chemotaktikums mit einer mäßigen Konzentration einer freien, starken Säure oder Base beschickt war, stark zurückprallten.

Überhaupt scheint die Reizbarkeit durch die Wasserstoff- und Hydroxyl-Ionen eine fast allgemeine Eigenschaft der frei beweglichen Mikroorganismen zu sein, und meist auf der Ausbildung einer spezifischen Sensibilität für diese beiden Ionen zu beruhen. So wurde von den verschiedensten Forschern für eine große Zahl von Bakterien, Rhizopoden, Flagellaten, Ciliaten sowie für die Spermatozoiden aller untersuchten Archegoniaten die Empfindlichkeit gegen die $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen konstatiert. Während das Reizoptimum für die Hydroxyl-Ionen — soweit bekannt — stets unterhalb der Reizschwelle gelegen ist, also diese nur negative Chemotaxis auszulösen vermögen, gilt dies für die $H^{\cdot}$-Ionen nur mit Einschränkungen.

So zeigte Shibata[1]), daß die Spermatozoiden von Equisetum durch freie $H^{\cdot}$-Ionen in geringen Konzentrationen (z. B. $^1/_{600}$ Mol H_2SO_4) positiv chemotaktisch gereizt werden und zwar werden diese durch denselben Perzeptionsakt wahrgenommen wie die Kationen. Ebenso konnte Kusano[2]) in den freien $H^{\cdot}$-Ionen das chemotaktisch wirksame Agens gegenüber den Schwärmsporen der Myxomyceten nachweisen und bestimmte das Reizoptimum bei $^1/_{600}$ Mol einer gut dissoziierten Säure.

Bekannt sind die Repulsiverscheinungen von sauren und alkalischen Verbindungen schon durch die grundlegenden Untersuchungen Pfeffers[3]) über die Chemotaxis der Farnspermatozoiden; so beobachtete er, daß die Repulsivwirkung einer 0,01 % Äpfelsäurelösung durch Zugabe von Zitronensäure (0,2 %) oder Natriumkarbonat (0,5 %) eine wesentliche Steigerung erfuhr.

---

1) K. Shibata, Weitere Mitteilungen über die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. Sonderabdr. aus The Botanical Magazine, Vol. XIX, No. 226, 1905, p. 128.

2) S. Kusano, Studies on the chemotactic and other related reactions of the swarm-spores of Myxomycetes. Journ. of the College of Agriculture, Imperial University of Tokyo, Vol. II, No. 1, 1909, p. 17 u. 79.

3) W. Pfeffer, Untersuch. usw., Bd. 1, S. 387.

Aber erst später vermutete man auf Grund der elektrolytischen Dissoziationstheorie, daß allein den abdissoziierten $H^{\cdot}$- resp. OH'-Ionen die Rolle der negativ chemotaktischen Reizwirkung gebühre. Diese Vermutung wurde denn auch durch entsprechend angestellte Versuche zur Tatsache erhärtet.

Ein experimenteller Nachweis, daß die $H^{\cdot}$-Ionen einer starken Säure der wirksame Bestandteil des Reizstoffes sind, läßt sich nach Shibata zunächst dadurch erbringen, daß man durch geeignete Mittel die Anzahl der freien $H^{\cdot}$-Ionen ändert und zeigt, daß die jeweilige Repulsivwirkung proportional den freien $H^{\cdot}$-Ionen ist. Ein solches Mittel besteht im Hinzufügen eines indifferenten Salzes von einer schwachen Säure, wodurch die Menge der $H^{\cdot}$-Ionen der starken Säure unter Bildung der schwachen, wenig dissoziierten Säure zurückgedrängt wird.

Eine andere, generellere Versuchsmethode, wie sie gleichfalls von Shibata[1]) angegeben wurde und deren ich mich zum Zwecke der Untersuchungen der Repulsivwirkungen bediente, besteht unter Berücksichtigung einer kleinen Änderung in folgendem.

Als Chemotaktikum gelangte für die Zoosporen von *Saprolegnia mixta* eine $^1/_{10}$ % Pepsinlösung zur Verwendung, während den Schwärmporen von *Rhiz. poll.* eine 0,117 % Lösung von Proteinsubstanz aus Pfl.[2]) als Reizmittel geboten wurde. In beiden Fällen sind solche Konzentrationen gewählt worden, bei denen ein sehr rasches, reichliches und vor allem sehr tiefes Einschwärmen der Zoosporen in die Kapillare stattfindet. Diesen Lösungen wurden nun verschiedene anorganische und organische Säuren sowie mehrere Basen in allmählich abnehmenden Konzentrationen hinzugegeben und durch Vergleich der Wirkung mit der allein durch die Pepsin- resp. Proteinsubstanz-Lösung erzielten Chemotaxis von jeder Säure und Base diejenige, kritische Konzentration ermittelt, bei welcher sich gerade noch eine schwache, aber deutliche Repulsivwirkung von seiten der Säuren oder Basen geltend machte.

Zur leichteren Beurteilung wurde stets die säuren- resp. basenfreie Vergleichskapillare gleichzeitig in das Präparat eingebracht.

Bekanntlich setzte Shibata[3]) als Kriterium diejenige Konzentration fest, bei welcher sich ein dichtes Getümmel der Organis-

1) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes*-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 577 u. 578.

2) Vgl. Tabelle I, S. 440, Proteinsubst. aus Pfl., c = 0,235 %.

3) Shibata, a. a. O., 1905, S. 579.

men eben an der Mündung der Kapillare entwickelte. Meiner Ansicht nach ermöglicht diese Modifikation der Shibataschen Versuchsmethode eine genauere Bestimmung der fraglichen Konzentrationen.

Die Resultate der Versuchsreihen sind in den beiden folgenden Tabellen zusammengestellt, und zwar seien die kritischen Konzentrationen für die *Rhiz. poll.*-Zoosporen mit „r_r" und die für die *Saprolegnia*-Zoosporen mit „r_s" bezeichnet.

Tabelle V.

Repulsionswirkungen der Säuren.

Bezeichnung der Säuren	Dissoziationskonstante[1]) 100 k = K	Kritische Konzentrationen in Mol	
		r_r	r_s
Anorganische Säuren:			
Salzsäure HCl	—	$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{1500}$
Salpetersäure HNO_3	—	$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{1500}$
Schwefelsäure $\frac{H_2SO_4}{2}$	—	$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{1500}$
Ortho-Phosphorsäure[2]) H_3PO_4	—	$\frac{1}{800}$	—
Organische Säuren:			
Ameisensäure $H \cdot COOH$	0,02140	$\frac{1}{150}$	$\frac{1}{300}$
Essigsäure $CH_3 \cdot COOH$	0,0018	$\frac{1}{30}$	—
Propionsäure $C_2H_5 \cdot COOH$	0,0013	$\frac{1}{30}$	$\frac{1}{50}$
Milchsäure $C_2H_4 \cdot OH \cdot COOH$	0,0138	$\frac{1}{125}$	$\frac{1}{200}$
Malonsäure $CH_2(COOH)_2$	0,163	$\frac{1}{450}$	$\frac{1}{900}$
Bernsteinsäure $(CH_2)_2 \cdot (COOH)_2$	0,0065	$\frac{1}{60}$	—
Äpfelsäure $CH \cdot OH \cdot CH_2 \cdot (COOH)_2$	0,0395	$\frac{1}{250}$	$\frac{1}{450}$
Weinsäure $(CH \cdot OH)_2 \cdot (COOH)_2$	0,097	$\frac{1}{400}$	$\frac{1}{700}$

1) Vgl. W. Ostwald, Über die Affinitätsgrößen organischer Säuren. Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 3, 1889, S. 170 u. 418 (Nachtrag mit Übersicht).

2) Bekanntlich verhält sich H_3PO_4 wie eine 1-basische Säure.

Fortsetzung der Tabelle V.

Bezeichnung der Säuren	Dissoziationskonstante 100 k = K	Kritische Konzentrationen in Mol	
		r_r	r_s
Maleinsäure $(CH)_2 \cdot (COOH)_2$	1,17	$\frac{1}{700}$	$\frac{1}{1200}$
Citronensäure $C_3H_4 \cdot OH \cdot (COOH)_3$ . .	—	$\frac{1}{350}$	$\frac{1}{600}$

Tabelle VI.

Repulsionswirkungen der Basen.

Bezeichnung der Basen	Kritische Konzentrationen in Mol	
	r_r	r_s
Kaliumhydroxyd $K \cdot OH$	$\frac{1}{450}$	$\frac{1}{1500}$
Natriumhydroxyd $Na \cdot OH$	$\frac{1}{500}$	$\frac{1}{1500}$
Bariumhydroxyd $\frac{Ba \cdot (OH)_2}{2}$	$\frac{1}{450}$	$\frac{1}{1500}$
Ammoniumhydroxyd $NH_4 \cdot OH$	$\frac{1}{125}$	$\frac{1}{350}$

Aus den in Tabelle V erhaltenen kritischen Konzentrationen ergibt sich zunächst, daß diese für die starken anorganischen Säuren, HCl, HNO_3, H_2SO_4, H_3PO_4, welche bei einer Verdünnung von 0,001 Mol schon total[1]) — H_3PO_4 allerdings noch nicht ganz[2]) — in den Ionenzustand übergegangen sind, einander vollkommen gleich sind und zwar betragen sie für r_r $^1/_{1000}$ und für r_s $^1/_{1500}$ Normal, d. h. die Repulsion ist stets dann eine gleich starke, wenn die Kapillarflüssigkeit die $H^{\cdot}$-Ionen in der gleichen Konzentration enthält.

Überblicken wir die kritischen Konzentrationen für die organischen Säuren, so erkennen wir unschwer, daß r_r und r_s parallel mit dem Werte ihrer Dissoziationskonstanten 100 k = K gehen. Also steht auch hier die Stärke der Repulsionswirkung im engsten Zusammenhang mit der Masse der abdissoziierten $H^{\cdot}$-Ionen.

Wir sind also zu dem Schlusse berechtigt, daß auch hier — wie freilich vorauszusehen war — die negativ chemotaktische

1) Vgl. H. C. Jones, Über die Bestimmung der Gefrierpunkte von verdünnten Lösungen usw. Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 12, 1893, S. 628—630.

2) Vgl. O. F. Tower, a. a. O., Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 18, 1895, S. 32, Tabelle 21.

Reizwirkung der freien Säuren auf die Chytridiaceen und Saprolegniaceen - Zoosporen allein ihrem Gehalt an H˙-Ionen zuzuschreiben ist.

Aus Tabelle VI ist ebenfalls leicht ersichtlich, daß die kritischen Konzentrationen r_r und r_s für die normalen Lösungen der drei ersten gleich stark dissoziierten Basen wiederum einander vollkommen gleichen. Infolge der bedeutend geringeren Dissoziation des Ammoniumhydroxydes liegt auch der gefundene kritische Wert der Repulsion wesentlich höher als bei den vorgenannten Hydroxyden. Auf größere Genauigkeit kann dieser Wert überhaupt nicht Anspruch machen, da besonders das Ammoniumhydroxyd ein sehr starkes Absorptionsvermögen für die Kohlensäure der Luft besitzt, wodurch die Masse der wirksamen OH′-Ionen nicht unwesentlich zurückgedrängt wird.

Es geht aber mit einer an die Gewißheit grenzenden Wahrscheinlichkeit aus diesen Resultaten hervor, daß das negativ chemotaktisch reizende Agens der Basen durch nichts anderes als durch die freien OH′-Ionen repräsentiert wird.

Ich möchte nicht verfehlen, darauf hinzuweisen, daß natürlich mit den erhaltenen kritischen Konzentrationen nicht die absolute, der unteren Reizschwelle gleichkommende, sondern nur die relative Empfindlichkeit der *Rhizophidium-* und *Saprolegnia-*Zoosporen gegen die H˙- und OH′-Ionen gegeben ist. Es handelt sich nur um einen Gleichgewichtszustand zwischen der anlockenden Wirkung der 0,1 % Pepsin- und 0,117 % Proteinsubstanz-Lösung einerseits und den repulsiv wirksamen H˙- resp. OH′-Ionen andererseits. Durch genügende Konzentrationserniedrigung der beiden anlockenden Reizlösungen werden also die beobachteten kritischen Konzentrationen für die H˙- und OH′-Ionen gleichfalls entsprechend herabgedrückt werden. Es liegt auf der Hand, daß man auf diese Weise den unteren Reizschwellenwert für die H˙- und OH′-Ionen für die *Rhizophidium-* und *Saprolegnia-*Zoosporen bestimmen kann. Versuche wurden jedoch in dieser Hinsicht nicht angestellt.

Die im vorstehenden dargetanen, negativ-chemotaktischen Reizbewegungen der untersuchten Schwärmsporensorten beruhen höchstwahrscheinlich auf der Ausbildung eines spezifischen Perzeptionsvermögens für die H˙- und OH′-Ionen.

Eine nähere Vergleichung der für die starken Säuren und Basen gefundenen kritischen Konzentrationen lehrt folgendes.

Zunächst können wir konstatieren, daß sich die chemotaktischen Reizwirkungen der H˙- und OH′-Ionen auf die *Rhizophidium*-Zoosporen zueinander wie 2 : 1 verhalten, denn r_r beträgt für die Säuren $^1/_{1000}$ und für die Basen $^1/_{500}$ Normal. Dagegen stehen die Repulsivwirkungen für die *Saprolegnia*-Zoosporen auf Grund der Werte $r_s = {}^1/_{1500}$ (Säuren) und $r_s = {}^1/_{1500}$ (Basen) Normal genau im Verhältnis 1 : 1. Natürlich ist hierbei vorausgesetzt, daß die starken Säuren und Basen bei $^1/_{500}$ Normal vollkommen dissoziiert sind, was allerdings nicht ganz der Fall ist; die Abweichung vom Werte 100 % ist aber nur unbedeutend.

Garrey[1]) hatte seinerzeit nachgewiesen, daß die starken Säuren und Basen in der Konzentration $^1/_{1000}$ und $^1/_{500}$ Normal auf das Infusorium Chilomonas paramaecium eine gleich starke Repulsionswirkung ausüben. Es liegt also bei diesem Organismus bezüglich der negativen, chemotaktischen Reizwirkung durch die H˙- und OH′-Ionen auffälligerweise das gleiche Verhältnis wie für die Schwärmsporen von *Rhiz. poll.* vor.

Da sich fernerhin die 0,1 % Pepsin- und 0,117 % Proteinsubstanz-Lösung hinsichtlich ihres auslösenden, chemotaktischen Effektes auf die *Saprolegnia*- resp. *Rhizophidium*-Zoosporen vollkommen entsprechen, so können die beobachteten, kritischen Konzentrationen zugleich annähernd ein Maß für die Empfindlichkeit der beiden Schwärmsporensorten gegen die gebotenen H˙- resp. OH′-Ionen abgeben. Die *Rhiz.*-Zoosporen sind sowohl gegen die H˙- wie gegen die OH′-Ionen weniger empfindlich als die *Saprolegnia*-schwärmer, denen für beide Ionen ein höheres und gleich starkes Empfindungsvermögen zukommt. Während sich die Empfindlichkeiten der *Saprolegnia*- und *Rhizophidium*-Zoosporen gegen die H˙-Ionen wie 1500 : 1000 oder wie $1^1/_2$: 1 verhalten, läßt sich für die OH′-Ionen das Verhältnis 1500 : 500 oder 3 : 1 konstatieren.

Noch ein Wort über die physiologische Qualität dieser negativ chemotaktischen Reizbewegungen der beiden Schwärmsporensorten.

Bringt man eine Kapillare, die mit einer mäßigen Konzentration (0,02 bis 0,01 Mol) einer starken Säure oder Base beschickt ist, zu dem schwärmerhaltigen Kulturtropfen, so kann man bei genauer Beobachtung feststellen, daß der Reiz durch die H˙- resp. OH′-Ionen mit negativ-topistischer Reaktion beantwortet wird;

1) W. F. Garrey, The effects of ions upon the aggregation of flagellated Infusoria. Amer. Journ. of Physiology, Bd. 3, 1900, S. 299.

denn in die Diffusionssphäre gelangt, reagieren die Zoosporen mit einer deutlichen Drehung ihrer Körperachse und entfernen sich in der Richtung der stärksten Konzentrationsabnahme.

Kapitel VII. Das Verhalten der Schwermetallionen.

Die ersten Beobachtungen über die Wirkungen der Schwermetallsalze auf die freibeweglichen Zellen wurden bekanntlich von Pfeffer[1]) an den Farn-Spermatozoiden gemacht. Er konstatierte, daß ein Kapillargemisch von je 0,01 % Äpfelsäure und Sublimat eine geringe Repulsion auf die Farnsamenfäden ausübte, und sprach die Vermutung aus, daß dieser Erscheinung eine spezifische, abstoßende Reizwirkung von seiten des Quecksilberchlorides zugrunde liegen könne.

Diese Vermutung Pfeffers vermochte Shibata[2]) durch seine Untersuchungen über die *Isoetes*-Spermatozoiden vollkommen zu bestätigen. Er wies nach, daß die Lösungen vieler Metallsalze schon in sehr starken Verdünnungen eine sehr deutliche, negativchemotaktische Reizwirkung auf die Samenfäden ausüben, die mit großer Wahrscheinlichkeit auf Rechnung der Schwermetall-Ionen zu setzen ist. Hierbei fand er zwischen der Stärke der Repulsion und der Giftwirkung der Metallionen einen auffallenden Parallelismus.

Desgleichen stellte Garrey[3]) ähnliche Verhältnisse bei *Chilomonas* und Frank[4]) bei *Euglena gracilis* fest, die durch 0,1 bis 0,5 % $CuSO_4$ deutlich abgestoßen wird.

Auf Grund dieser Ergebnisse wurden auch die *Rhizophidium*- und *Saprolegnia*-Zoosporen hinsichtlich ihres Verhaltens gegen die Schwermetallionen einer genauen Prüfung unterzogen.

Zu diesem Zwecke bediente ich mich eines Kapillargemisches, das sich aus einer $^1/_{500}$ % Pepsin- resp. $^1/_{500}$ % Proteinsubstanz-Lösung als anlockender Komponente und einer Schwermetallsalzlösung von wechselnder Konzentration zusammensetzte. Es gelangten von mir folgende Schwermetallsalze zur Anwendung:

---

1) W. Pfeffer, Untersuch. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 1, S. 388.

2) K. Shibata, a. a. O., 1905, Bd. 41, S. 584.

3) Garrey, a. a. O., Amer. Journal of Physiology, 1900, Bd. 3, S. 291.

4) Th. Frank, Kultur und chemische Reizerscheinungen der *Chlamydomonas tingens*. Botan. Zeitung, 1904, S. 183.

Silbernitrat, $AgNO_3$ | Nickelsulfat, $NiSo_4$
Quecksilberchlorid $HgCl_2$ | Eisenoxydulsulfat, $FeSO_4$
Kupfersulfat, $CuSO_4$ | Mangansulfat, $MnSO_4$,
Zinksulfat, $ZnSO_4$

jede Verbindung zwischen den Konzentrationen $^1/_{50}$—$^1/_{1000000}$ Mol in stufenweiser Abnahme[1]).

Die Untersuchungen lieferten ein vollkommen negatives Resultat, sowohl für die Zoosporen von *Rhizophidium* wie für die Schwärmer von *Saprolegnia.* Bei keinem Metallsalze und in keiner Konzentration vermochte ich die geringste Repulsivwirkung zu konstatieren. Die Schwärmsporen eilten unter der anlockenden Wirkung der Pepsin- resp. Proteinsubstanz-Lösung stets anstandslos in das Kapillargemisch hinein, wo sie je nach der Konzentration des Metallsalzes sofort oder etwas später ihren Tod fanden.

Wir müssen also den Schluß ziehen, daß die beiden Schwärmsporensorten eines Perzeptionsvermögens für die Schwermetallionen überhaupt entbehren, oder daß die Reizschwelle für diese unterhalb der Grenze der Wahrnehmbarkeit gelegen ist.

Es überschreitet den Rahmen dieser Untersuchungen, auf die toxischen Verhältnisse dieser Metallsalze näher einzugehen, doch halte ich es nicht für unangebracht, einige Beobachtungen hierüber mitzuteilen. So konnte ich konstatieren, daß das Kapillargemisch einer $^1/_{200}$ % Pepsin- und einer $^1/_{400000}$ molaren Lösung von $HgCl_2$ noch eine deutliche Giftwirkung auf die *Saprolegnia*-Zoosporen ausübte; in die Kapillare eingeschwärmt, sistierten sie nach 8 bis 10 Sekunden unter eigentümlichen Zuckungen und Drehungen an Ort und Stelle ihre Bewegung. Während dem Silbernitrat annähernd der gleiche Giftwert zugesprochen werden muß, ist der toxische Effekt des Kupfersulfats schon bedeutend geringer und entspricht mit $^1/_{4000}$ Mol der Wirkung des Sublimates. Noch geringer ist die Giftwirkung der übrigen Metallsalze, denen mit abnehmender Giftigkeit folgende Reihenfolge gebührt: Zink-, Nickel-, Eisen- und Mangan-Sulfat. So lösen Zinksulfat erst in einer Konzentration von $^1/_{300}$ Mol, Nickelsulfat bei $^1/_{200}$ Mol und die beiden Salze der Eisengruppe in einer Konzentration von $^1/_{100}$ Mol eine der Quecksilberchloridlösung ($^1/_{400000}$ Mol) gleiche Giftwirkung aus.

---

1) In den Formeln ist das Kristallisationswasser weggelassen worden, da es auch bei der Zubereitung der molaren Lösungen in Abrechnung gebracht werden mußte.

Vergleichende Versuche an den *Rhizophidium*-Zoosporen ergaben in diesen Punkten keine wesentlichen Unterschiede, nur traten hier die letalen Wirkungen bei Anwendung der gleichen Konzentrationen rascher ein, als bei den *Saprolegnia*-Zoosporen, wonach die Metallionen eine stärkere Giftwirkung auf die *Rhizophidium*-Schwärmer auszuüben scheinen.

Wir müssen bei diesen Versuchen in Betracht ziehen, daß die beobachteten Konzentrationen in Wirklichkeit tiefer anzusetzen sind, da wir es in dem Kapillargemisch mit Proteinkörpern und Schwermetallsalzen zu tun haben, also die Bedingungen für die Bildung komplexer, salzartiger Metall-Eiweißverbindungen gegeben sind, wodurch die toxisch-wirksamen Metallionen notwendigerweise zurückgedrängt werden müssen. In der Tat konnte ich bei Vermeidung des anlockenden Agens konstatieren, daß die zufällig in die Kapillare eingedrungenen Schwärmer von *Saprolegnia* selbst noch in einer $^1/_{2000000}$ molaren Lösung von $HgCl_2$ und einer $^1/_{50000}$ molaren Lösung von $CuSO_4$ nach 5 bis 10 Sekunden ihren Tod fanden.

Bei der Prüfung anderer Verbindungen auf ihre eventuelle Repulsivwirkung hin, die aber in keinem Falle zutage trat, hatte ich noch weitere Gelegenheit, Giftwirkungen auf die untersuchten Schwärmsporen beobachten zu können. Ich halte es für unnötig, hieran weitere Erörterungen zu knüpfen. —

Kapitel VIII. Das Verhältnis zwischen Reizintensität und Reaktionsgröße.

Das Webersche oder psychophysische Gesetz ist zuerst für gewisse menschliche Empfindungen, z. B. für die Druckempfindung, nachgewiesen worden und unterrichtet uns über die Beziehungen zwischen Reiz und Empfindung (Reaktionsgröße).

Es lautet bekanntlich folgendermaßen: Befindet sich ein Organismus schon in einem Reizzustand, so muß, um bei ihm wieder eine eben merkliche d. h. die Unterschiedsschwellen-Reaktion auszulösen, der schon vorhandene Reiz und der neue Reizzuwachs stets in einem konstanten Verhältnis stehen, oder nach der Fechnerschen Formulierung[1]) können wir es kürzer fassen: Die Empfindungen (Reaktionsgrößen) wachsen proportional den Logarithmen der Reize.

1) Vgl. W. Wundt, Grundriß der Psychologie, Leipzig 1907, S. 317.

Dieses Gesetz hat auf den verschiedensten Gebieten der Reizphysiologie eine weitgehende, jedoch nicht allgemeine Bestätigung gefunden.

Auf botanischem Gebiete wurde seine Gültigkeit zuerst von Pfeffer[1]) an den Farn-Spermatozoiden erbracht. Er zeigte, daß bei Anwendung verschiedener Konzentrationen Äpfelsäure als Außenmedium jedesmal eine 30fache Konzentrations-Steigerung der Kapillarflüssigkeit gegenüber der umgebenden Kulturflüssigkeit nötig war, um die Grenze der Reizunterschiedsschwelle zu erreichen. Zugleich aber führte er den Beweis, daß das Webersche Gesetz weder bei zu hohen noch bei zu niedrigen Konzentrationen seine Gültigkeit bewahrt, denn nur solchen zwischen 0,0005 % und 0,05 % Äpfelsäure als Außenmedium stand jedesmal bei Eintritt der Unterschiedsschwelle die 30fache Konzentration der Kapillarflüssigkeit gegenüber.

Seitdem hat das Webersche Gesetz noch durch Untersuchungen an manchen anderen freibeweglichen, chemotaktisch reizbaren Organismen seine Bestätigung gefunden.

Desgleichen konnte Miyoshi[2]) für den Chemotropismus der Pilzfäden und Pollenschläuche und Massart[3]) für den Phototropismus der Sporangienträger von Phycomyces den experimentellen Nachweis der Gültigkeit des Gesetzes erbringen. Czapek[4]) bestätigte es für den Geotropismus.

Die Bestimmung des Verhältnisses vom Reiz zur Reaktionsgröße wurde von mir für die Schwärmsporen von *Rhiz. poll.*, *Rhiz. sphaerotheca*, *Pseudolpidium Saprolegniae* und *Saprolegnia mixta* durchgeführt. Das experimentelle Verfahren gestaltete sich für die beiden Rhizophidien folgendermaßen.

Eine 1 cm lange Glasröhre von 5 mm lichtem Durchmesser wurde mit ihrer einen Öffnung auf ein kleines Glasscheibchen senkrecht und wasserdicht aufgekittet und ihr Volumen durch Anbringung einer Marke in halber Höhe in zwei gleiche Teile geteilt. Mittels einer kleinen Pipette wurden der schwärmsporenhaltigen Kulturflüssigkeit von *Rhiz. poll.* und *Rhiz. sphaer.* einige Tropfen,

---

1) W. Pfeffer, Ber. d. Botan. Gesellsch., 1883, S. 524, und Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, 1884, Bd. 1, S. 395 u. 1888, Bd. 2, S. 633.

2) Miyoshi, Bot. Ztg., 1894, S. 21, und Flora, 1894, S. 81.

3) Massart, La loi de Weber etc. Bulletin de l'Académie royale de Belgique, 1888, 3. sér., Bd. 16, No. 12.

3) Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, Bd. 32, S. 191, u. 1895, Bd. 27, S. 305.

die zugleich mit reifen Sporangien besetzte Pollenkörner enthielten, entnommen und der Hohlzylinder bis zur Marke gefüllt, während sein übriges Volumen mit der reizstoffhaltigen Flüssigkeit beschickt wurde, jedesmal aber in der doppelten Konzentration; denn nach der Mischung, die durch Schütteln und Rühren mit einem Platindraht erreicht wurde, stellte sich dann die als Außenmedium dienende Flüssigkeit in der gewünschten Konzentration her. Mittels der Pipette erfolgte ihre Übertragung auf den Objektträger. Durch Bereithalten der injizierten Kapillaren von verschiedenem Konzentrationsgehalt schlossen sich die einzelnen Versuchsreihen sofort an. Das Bedecken der Kulturtropfen mit Deckgläschen ist zu vermeiden.

Einfacher gestalteten sich die Experimente mit *Pseudolpidium Saprolegniae* und *Saprolegnia mixta.*

Die reifen Zoosporangien dieser Pilze wurden direkt in die reizstoffhaltige Flüssigkeit auf den Objektträger übertragen und durch mehrmaliges Absaugen und Erneuern des umgebenden Mediums eine Entfernung des den Hyphen anhaftenden reinen Wassers zu erreichen versucht. Um die nötige Menge frischen Schwärmsporen-Materials im Präparat zur Verfügung zu haben, wurden die Objektträger in den mit Wasserdampf gesättigten Raum einer feuchten Kammer gebracht und 1 bis 2 Stunden sich selbst überlassen. Nach dieser Zeit fanden sich stets infolge weiteren Sichöffnens reifer Sporangien resp. der Häutung der *Saprolegnia*-Zoosporen eine reichliche Menge von Schwärmern im Versuchstropfen.

Ich will nun im folgenden die einzelnen Versuchsreihen und ihre Resultate für die untersuchten Schwärmsporen in tabellarischer Form wiedergeben (s. Tab. VII bis XI).

Die Tabellen lehren folgendes. Zunächst geht deutlich hervor, daß das Webersche Gesetz in allen Fällen seine Gültigkeit bewiesen hat. Wie aus der ersten Vertikalreihe jeder Tabelle zu ersehen ist, bewegen sich die Konzentrationen des Außenmediums in mittleren Werten. Die Grenzen der Gültigkeit des Weberschen Gesetzes für höhere wie für niedrigere Konzentrationen wurden der Kürze halber nicht ermittelt.

Wenden wir uns den Werten der Reizunterschiedsschwellen zu. Sie beträgt für die Zoosporen von *Rhiz. poll.* in bezug auf Pepsin 30. Sie kommt also der Unterschiedsschwelle der Farn-Spermatozoiden für Äpfelsäure und ihre Salze völlig gleich und steht

Tabelle VII. *Rhizophidium pollinis.*

Das Außenmedium enthält Pepsin in %	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die 10-	20-	30-	40-fache Konzentration und enthält an Pepsin in %
$\frac{1}{2000}$	$\frac{1}{200}$	$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{70}$	$\frac{1}{50}$
$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{50}$	$\frac{1}{35}$	$\frac{1}{25}$
$\frac{1}{800}$	$\frac{1}{80}$	$\frac{1}{40}$	$\frac{1}{30}$	$\frac{1}{20}$
$\frac{1}{400}$	$\frac{1}{40}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{15}$	$\frac{1}{10}$
$\frac{1}{200}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{10}$	$\frac{1}{7}$	$\frac{1}{5}$
$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{10}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{2}$
Effekt	Chemotaxis gleich Null	Chemotaxis sehr schwach bis zweifelhaft	Chemotaxis deutlich	Chemotaxis schon ziemlich kräftig

Tabelle VIII. *Rhizophidium sphaerotheca.*

Das Außenmedium enthält Pepton in %	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die 5-	10-	15-	20-fache Konzentration und enthält an Pepton in %
$\frac{1}{1200}$	$\frac{1}{240}$	$\frac{1}{120}$	$\frac{1}{80}$	$\frac{1}{60}$
$\frac{1}{600}$	$\frac{1}{120}$	$\frac{1}{60}$	$\frac{1}{40}$	$\frac{1}{30}$
$\frac{1}{300}$	$\frac{1}{60}$	$\frac{1}{30}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{15}$
Effekt	Chemotaxis gleich Null	Chemotaxis zweifelhaft	Chemotaxis sehr deutl.	Chemotaxis gut

Tabelle IX. *Pseudolpidium Saprolegniae.*

Das Außenmedium enthält Albumin in %	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die 10-	15-	20-fache Konzentration und enthält an Albumin in %
$\frac{1}{900}$	$\frac{1}{90}$	$\frac{1}{60}$	$\frac{1}{45}$
$\frac{1}{300}$	$\frac{1}{30}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{15}$
$\frac{1}{150}$	$\frac{1}{15}$	$\frac{1}{10}$	$\frac{1}{7}$
Effekt	Chemotaxis gleich Null, z. T. ?	Chemotaxis deutlich	Chemotaxis kräftig

Tabelle X. *Saprolegnia mixta.* (Proteinkörper.)

Das Außenmedium enthält Pepsin resp. Hämoglobin in %	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die 2-	5-	10-fache
	Konzentration und enthält Pepsin resp. Hämoglobin in %		
$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{500}$	$\frac{1}{200}$	$\frac{1}{100}$
$\frac{1}{500}$	$\frac{1}{250}$	$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{50}$
$\frac{1}{250}$	$\frac{1}{125}$	$\frac{1}{50}$	$\frac{1}{25}$
$\frac{1}{125}$	$\frac{1}{60}$	$\frac{1}{25}$	$\frac{1}{12}$
Effekt	Chemotaxis gleich Null	Chemotaxis sehr deutlich und rasch	Chemotaxis sehr kräftig und rasch

Tabelle XI. *Saprolegnia mixta.* (KH_2PO_4.)

Das Außenmedium enthält KH_2PO_4 in Mol	Die Kapillarflüssigkeit besitzt die 5-	25-	50-	100-fache
	Konzentration und enthält an KH_2PO_4 in Mol			
$\frac{1}{20000}$	$\frac{1}{4000}$	$\frac{1}{800}$	$\frac{1}{400}$	$\frac{1}{200}$
$\frac{1}{10000}$	$\frac{1}{2000}$	$\frac{1}{400}$	$\frac{1}{200}$	$\frac{1}{100}$
$\frac{1}{5000}$	$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{200}$	$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{50}$
$\frac{1}{1000}$	$\frac{1}{200}$	$\frac{1}{40}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{10}$
$\frac{1}{500}$	$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{20}$	$\frac{1}{10}$	$\frac{1}{5}$
Effekt	Chemotaxis gleich Null	Chemotaxis gleich Null	Chemotaxis eben merklich	Chemotaxis mäßig

gegenüber der Unterschiedsschwelle 20, wie sie Akerman[1]) bei den *Marchantia*-Spermatozoiden für Proteinstoffe feststellte, nur um wenig höher.

Beachtenswert erscheint die Tatsache, daß die beiden Chytridiaceen-Zoosporen *Rhiz. sphaerotheca* (Tabelle VIII) und *Pseudolpidium Saprolegniae* (Tabelle IX), welche — soweit meine Unter-

1) Ake Akerman, Über die Chemotaxis der *Marchantia*-Spermatozoiden. Zeitschrift f. Bot., 2. Jahrg., II. Heft, 1910, S. 101 u. 103.

suchungen reichen — sich hinsichtlich ihrer chemotaktischen Reizbarkeit gleich verhalten, auch bezüglich ihrer Reizunterschiedsschwellen für Proteinkörper den gleichen Wert „15“ aufweisen. Die Unterschiedsschwelle ist also nur halb so groß als bei *Rhiz. poll.*

Bei der Bestimmung der Reizunterschiedsschwelle bei *Saprolegnia mixta* für Pepsin (Tabelle X) überraschte, daß eine ziemlich geringe Konzentrationsdifferenz zwischen Außenmedium und Kapillarflüssigkeit genügte, um eine Anlockung der Zoosporen zustande zu bringen. In der Tat vermochte schon eine vier- bis fünffache Steigerung der Konzentration der Kapillarflüssigkeit eine deutliche Chemotaxis auszulösen. Die Reizunterschiedsschwelle liegt demnach auffällig tief und erinnert mit diesem Wert an *Bacterium termo*[1]), bei welchem gleichfalls eine vierfache Steigerung des Reizes (Fleischextrakt) zur Erzielung der Unterschiedsschwelle ausreichte. Bekanntlich fand Miyoshi seinerzeit, daß für die Mycelfäden von *Saprolegnia* ungefähr die 10-fache Konzentration nötig ist, um die chemotropische Schwellenreaktion zu bewirken. Sie liegt demnach doppelt so hoch als die chemotaktische Schwellenreaktion für die Zoosporen.

Ganz anders gestaltet sich das Verhältnis zwischen Reiz und Reizzuwachs gegenüber dem Monokaliumphosphat KH_2PO_4 (Tabelle XI), resp. dem H_2PO_4'-Ion.

Hier macht sich stets eine 50-fache Konzentrationsdifferenz zwischen Innen- und Außenmedium erforderlich, um eine eben merkliche Chemotaxis zu erzielen. Die Reizunterschiedsschwelle für die Phosphate übertrifft somit die für die Proteinstoffe um den 10-fachen Betrag.

Den gleichen Wert „50“ hatte Shibata[2]) bei den *Salvinia*- und *Equisetum*-Spermatozoiden als Unterschiedsschwelle für die Äpfelsäure nachgewiesen, während neuerdings Akerman[3]) für die *Marchantia*-Spermatozoiden zeigte, daß sich bezüglich der chemotaktisch wirksamen Kaliumsalze Reiz und Reizzunahme wie 1 : 40 verhalten müssen, um einen eben merklichen Effekt auszulösen. Also kommt auch dieser letzte Wert unserer Reizunterschiedsschwelle für Phosphate recht nahe.

---

1) W. Pfeffer, Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 2, S. 634.

2) K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der *Salvinia*-Spermatozoiden. Vorl. Mittlg., Sonderabdr. aus The Botanical Magazine, Vol. XIX, No. 219, 1905, p. 40. — Derselbe, Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von *Equisetum*. Vorl. Mittlg. aus der gleichen Zeitschr., Vol. XIX, No. 223, 1905, p. 81.

3) Ake Akerman, a. a. O., S. 101 u. 103.

Ich will mich nun kurz der Frage zuwenden, ob das Webersche Gesetz auch für andere als in den Tabellen aufgeführten Reizstoffe seine Gültigkeit behauptet.

Orientierende Versuche, die an *Rhiz. poll.* mit Nuclein und Proteinsubstanz angestellt wurden, ergaben, daß auch in diesen beiden Fällen sich das Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße als konstant erwies und die Unterschiedsschwelle stets dann erreicht wurde, wenn die Kapillarflüssigkeit 30-mal so konzentriert war als das Außenmedium. Dasselbe Resultat dürften wohl mit Bestimmtheit die Versuche mit den übrigen Proteinstoffen zeitigen.

Desgleichen vermochte ich bei der Prüfung der denaturierten Proteinstoffe (Pepton) und der Amido-Verbindungen (Alanin) an *Saprolegnia* weder eine Abweichung vom Weberschen Gesetze noch vom Unterschiedsschwellenwert „5“ wahrzunehmen. Weitere Versuche mit Verbindungen der Tabelle IV hielt ich für unnötig, da diese mit sehr großer Wahrscheinlichkeit die früheren Befunde an *Saprolegnia* nur bestätigen würden.

Nach diesen Erfahrungen erscheint wohl auch der Schluß zulässig, daß für die Zoosporen von *Rhiz. poll.* und *Pseudolpidium Saprolegniae* bezüglich ihrer anderen, übrigens gleichen Reizstoffe dasselbe Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße vorliegt.

Im Anschluß hieran sei es mir gestattet, mit wenigen Worten auf die Frage einzugehen, ob die Sensibilität der Schwärmsporen für ein Chemotaktikum durch die gleichzeitige Reizung durch ein anderes Chemotaktikum alteriert wird, d. h. also, ob die vorhergehende Reizung eine Abstumpfung der Sensibilität zur Folge hat oder nicht.

Ich habe diese Frage durch Untersuchungen an den Zoosporen von *Rhiz. poll.* und *Saprolegnia* in bejahendem Sinne beantworten können und glaube nach Analogieschluß das gleiche Verhalten den Schwärmsporen von *Rhiz. sphaerotheca* und *Pseudolpidium Saprolegniae* zusprechen zu müssen.

So vermochte ich bei *Rhiz. poll.* durch Kombination einer 0,0235-proz. Proteinsubstanzlösung als Außenmedium mit einer 0,042-proz., chemotaktisch gleich stark reizenden Nucleinlösung[1]) als Kapillarflüssigkeit eine vollkommene Unempfindlichkeit der Zoosporen gegen das Innenmedium festzustellen, und es war auch in diesem Falle eine 30-fache Steigerung der Konzentration der

1) Vgl. Tabelle I.

Nucleinlösung erforderlich, um eine deutliche, eben merkliche Chemotaxis hervorzurufen. Ganz das gleiche Verhalten konstatierte ich bei der Kombination Leguminlösung als Außenmedium und Proteinsubstanzlösung als Kapillarflüssigkeit, natürlich auch hier die Anwendung von Konzentrationen chemotaktisch gleicher Reizstärke vorausgesetzt.

Unter denselben Bedingungen wurden zur Feststellung der Sensibilitätsverhältnisse bei den *Saprolegnia*-Zoosporen folgende Kombinationen je zweier verschiedener Stoffe geprüft.

Tabelle XII.

Außenmedium	Konzentration	Kapillarflüssigkeit	Konzentration	Chemotaktischer Effekt	Untere Reizschwelle der Kapillarflüssigkeit
Pepsin	$\frac{1}{200}$ %	Hämoglobin	$\frac{1}{150}$ %	0	0,00062 %
Pepsin	$\frac{1}{200}$ %	Pepton	$\frac{1}{200}$ %	0	0,0005 %
Pepsin	$\frac{1}{200}$ %	Alanin	$\frac{1}{500}$ Mol	0	0,00012 Mol
Alanin	$\frac{1}{500}$ Mol	Pepsin	$\frac{1}{200}$ %	0	0,0004 %

Diese Tabelle läßt klar erkennen, daß die Sensibilität der *Saprolegnia*-Zoosporen für die Proteinstoffe nicht nur durch Körper nächster Verwandtschaft auf Null herabgedrückt wird, sondern daß sich auch genuine und denaturierte Proteinkörper (Pepton), sowie native Eiweißkörper und Amido-Verbindungen (Alanin) hinsichtlich ihrer chemotaktischen Reizwirkung gegenseitig vollkommen abstumpfen, natürlich wiederum chemotaktisch äquivalente Konzentrationen von Außenmedium und Kapillarflüssigkeit vorausgesetzt. Ich brauche wohl nicht erst näher darauf hinzuweisen, daß in diesen Fällen zur Erzielung der Unterschiedsschwelle zwischen Reiz und Reizzuwachs das früher gefundene Verhältnis (1 : 5) erreicht sein mußte.

Aus dieser wechselseitigen Herabdrückung der Sensibilität durch die genannten Verbindungen dürfen wir den wichtigen Schluß ziehen, daß die chemotaktische Reizwirkung der genuinen und denaturierten Proteinkörper sowie der nahe verwandten Amido-Verbindungen auf dem gleichen Perzeptionsvorgang beruht. Ebenso

dürften die stattliche Anzahl der übrigen Produkte der regressiven Eiweißmetamorphose und die ihnen chemisch nahestehenden Verbindungen durch denselben Perzeptionsakt wahrgenommen werden.

Nach dem experimentellen Befunde an den Schwärmsporen von *Rhiz. poll.* kann die gegenseitige Herabsetzung der Sensibilität durch die verschiedenen Proteinstoffe nur dadurch ihre Erklärung finden, daß der Perzeptionsapparat der Schwärmsporen durch einen schon vorhandenen, in gleicher Richtung wirkenden Reiz in Anspruch genommen ist, also daß — mit anderen Worten — der Chemotaxis auf die Proteinstoffe derselbe Perzeptionsvorgang zugrunde liegt.

Für die Schwärmsporen von *Rhiz. sphaerotheca* und *Pseudolpidium Saprolegniae* wurden zwar derartige Versuche mit kombinierten Reizstofflösungen nicht angestellt, doch dürfte nach Analogie mit dem Vorausgegangenen der Schluß, daß die beiden Organismen gemeinsamen Chemotaktika — Proteinstoffe und ihre Spaltprodukte — durch einen und denselben Perzeptionsakt wahrgenommen werden, seine große Berechtigung haben.

Kapitel IX. Über die spezifischen, voneinander unabhängigen Sensibilitäten der *Saprolegnia*-Zoosporen für die Proteinkörper und die Phosphat-Ionen.

Ich wende mich nun der Frage zu, ob bei den *Saprolegnia*-Zoosporen die chemotaktische Reizbarkeit durch die Phosphorsäure und ihre Salze auf den gleichen Perzeptionsvorgang zurückzuführen ist, wie die Empfindlichkeit für die Proteinstoffe und ihre Derivate.

Nach den Erfahrungen, die durch die Untersuchungen an den Spermatozoiden von *Salvinia*[1]), *Equisetum*[1]) und *Marchantia*[2]) vorliegen, müssen wir von vornherein die Frage mit großer Wahrscheinlichkeit verneinen. Natürlich bedarf diese Behauptung noch des experimentellen Beweises.

Hierbei machen sich aber gewisse Schwierigkeiten geltend, da ein direkter Vergleich zwischen äquimolekularen Lösungen von Proteinstoffen und solchen von Phosphaten wegen der Unkenntnis

1) K. Shibata, a. a. O., Studien über die Chemotaxis der *Salvinia*-Spermatozoiden. Vorläuf. Mittlg., 1905, S. 41 u. 42, und Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von *Equisetum*. Vorläuf. Mittlg., 1905, S. 81.

2) Ake Akerman, a. a. O., S. 101—103.

in bezug auf die Molekulargewichte der Proteinstoffe völlig ausgeschlossen ist. Auch unter der Voraussetzung, daß die außerordentlich hohen Molekulargewichte der Proteinstoffe genau bekannt seien (z. B. Hämoglobin, Mol.-G. 14800), so ist leicht ersichtlich, daß trotzdem ein direkter Vergleich von äquimolekularen Kaliumphosphat- und Proteinstoff-Lösungen wegen der überaus hohen Konzentration der letzteren unmöglich ist.

Ich habe mich deshalb, um vergleichbare Werte zu erhalten, des gleichen Prinzips bedient, wie es Akerman[1]) bei den Marchantia-Spermatozoiden anwandte, und bin von den unteren Reizschwellenwerten des Pepsins und des Monokaliumphosphates ausgegangen.

Da die Reizschwelle für Monokaliumphosphat $^1/_{100000}$ Mol und für Pepsin $^1/_{2500}$ % (= 0,0004 %) beträgt, so läßt sich erwarten, daß diese Reizstofflösungen auch bei Erhöhung ihrer Konzentration um den zehnfachen Betrag noch einen annähernd gleichen chemotaktischen Effekt auslösen werden, was in der Tat auch der Fall ist. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, indem man 2 Kapillaren, von denen die eine mit einer $^1/_{10000}$ molaren Monokaliumphosphat — und die andere mit einer $^1/_{250}$ % Pepsin-Lösung beschickt ist, gleichzeitig in das Präparat einlegt. Allerdings beginnen die Zoosporen der Kaliumphosphat-Kapillare diese nach 2—3 Minuten wegen des rasch verschwindenden Konzentrationsgefälles zum Teile wieder zu verlassen, während sie in der Pepsin-Kapillare fast alle zur Ruhe kommen.

Um zu entscheiden, ob die Sensibilität für die Proteinstoffe durch die gleichzeitige Anwesenheit von Phosphat-Ionen alteriert wird, wurde der Versuch so ausgeführt, daß eine $^1/_{10000}$ molare Monokaliumphosphatlösung als Außenmedium diente, während die Kapillarflüssigkeit $^1/_{10000}$ Mol Monokaliumphosphat + $^1/_{250}$ % Pepsin enthielt.

Bei dieser Versuchsanordnung fand nun eine vollkommen normale Ansammlung in der Kapillare statt, als wenn überhaupt keine Kaliumphosphat-Lösung zugegen wäre.

Aus diesem Befunde muß man schließen, daß die Sensibilität der Zoosporen für die Proteinkörper und ihre Derivate durch die Gegenwart der Phosphat-Ionen nicht beeinträchtigt wird.

---

1) Ake Akerman, a. a. O., Zeitschr. f. Bot., 1910, S. 102.

Zu demselben Ergebnisse führte der umgekehrte Versuch, wonach also das Außenmedium durch eine $^{1}/_{250}$ % Pepsinlösung repräsentiert wurde, während die Kapillarflüssigkeit $^{1}/_{250}$ % Pepsin + $^{1}/_{10000}$ Mol Monokaliumphosphat enthielt. Auch hier vermochte ich den gleichen Reizeffekt zu konstatieren.

Infolgedessen kann wohl der Beweis, daß die *Saprolegnia*-Zoosporen zwei spezifische, voneinander unabhängige Sensibilitäten besitzen, nämlich eine für die Proteinstoffe inkl. ihrer Derivate und eine für die Phosphat-Ionen, als erbracht angesehen werden.

Zur Kontrolle wurden noch einige Versuche mit folgenden, einander entsprechenden Konzentrationen angeschlossen:

Außenmedium	Kapillarflüssigkeit
KH_2PO_4 $\frac{1}{20000}$ Mol	KH_2PO_4 $\frac{1}{20000}$ Mol + $\frac{1}{400}$ % Pepsin
„ $\frac{1}{5000}$ Mol	„ $\frac{1}{5000}$ Mol + $\frac{1}{150}$ % „
„ $\frac{1}{1000}$ Mol	„ $\frac{1}{1000}$ Mol + $\frac{1}{50}$ % „

Die Anwendung höherer Konzentrationen als 0,001 Mol KH_2PO_4 für das Außenmedium ist unbedingt zu vermeiden, da die Schwärmsporen schon bei dieser Konzentration eine sehr deutliche Verlangsamung ihrer Beweglichkeit erkennen lassen. Bei weiterer Steigerung der Konzentration würde sich dieser Übelstand in noch entsprechend höherem Maße geltend machen.

So konnte ich beobachten, daß von einer großen Anzahl reifer Zoosporangien, die in eine Kaliumphosphatlösung von $^{1}/_{10}$ Mol gebracht und in der feuchten Kammer sich selbst überlassen wurden, nach 3—4 Stunden nur einige teilweise und die übrigen ihre Schwärmsporen noch gar nicht entlassen hatten, was auch nach Ablauf weiterer Stunden nicht stattfand. Soweit überhaupt eine Entleerung der Sporangien eintrat, erfolgte die Bewegung der Schwärmer äußerst träge und währte nur einige Augenblicke. Als wichtigstes Moment ist aber hervorzuheben, daß die Häutung der Zoosporen, die diese in die Phase der Sensibilität überführt, vollkommen unterdrückt wurde.

Daß hierbei Giftwirkungen von seiten der von dem sauren Salze KH_2PO_4 abdissoziierten $H^\cdot$-Ionen im Spiele sind, halte ich nicht ganz für ausgeschlossen[1]).

Kapitel X. Die Inkonstanz der chemotaktischen Sensibilität.

Im Anschlusse an diese chemotaktischen Untersuchungen halte ich es für angebracht, der Inkonstanz der chemotaktischen Sensibilität, einer Eigenschaft, die ich an meinem Material sehr oft zu beobachten Gelegenheit hatte, ein besonderes Kapitel zu widmen.

Sie macht sich beim Arbeiten mit solchen Organismen als ein außerordentlich störender Faktor bemerkbar und kann die Resultate in weitestgehendem Maße beeinflussen.

Diese schwankenden Sensibilitätsverhältnisse sind schon von mehreren Forschern, wie Pfeffer[2]), Vögler[3]), Rothert[4]) und anderen beobachtet worden; die Differenzen der Resultate verschiedener Forscher dürfen wohl vielfach auf Rechnung dieser Inkonstanz gesetzt werden. Deshalb ist die Feststellung der Faktoren, die diese bedingen, von nicht geringem Interesse. Natürlich kann es sich hierbei lediglich um die Bestimmung der äußeren Faktoren handeln, denn die Gründe für die Inkonstanz aus inneren Ursachen entziehen sich naturgemäß vollkommen unserer Einsicht.

Was die Zoosporen der untersuchten Chytridiaceen betrifft, so habe ich nur bei *Rhiz. pollinis* Erfahrungen über den Einfluß der äußeren Faktoren auf die Sensibilität sammeln können, während *Rhiz. sphaerotheca* und *Pseudolpidium Saprolegniae* für zu kurze Zeit den Gegenstand meiner Untersuchungen bildeten, als daß ich diesen Fragen hätte näher treten können.

Von wesentlichster Bedeutung für eine normale, chemotaktische Sensibilität der *Rhiz. poll.*-Schwärmer ist das Gedeihen der Kulturen in möglichst reiner, atmosphärischer Luft. Selbst die relativ sehr geringen Verunreinigungen der Laboratoriumsluft, wie sie durch die Verbrennungsprodukte einer Auergaslampe und das spurenweise

1) L. Kahlenberg u. R. H. True, On the toxic action of dissolved salts and their electrolytic dissociation. Botanical Gazette, Vol. 22, 1896, S. 91.

2) W. Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, II. Bd., 1904, S. 808, Anm. 5.

3) C. Vögler, a. a. O., Bot.-Zeitg., 1891, S. 641.

4) Rothert, a. a. O., Flora, 1901, Bd. 88, S. 416 (Kap. IX). — Vgl. auch B. Stange, a. a. O., Bot. Zeitg., 1890, S. 139.

Entweichen von Leuchtgas aus den Rohrzuleitungen[1]) herbeigeführt werden, bedeuten für den Pilz eine sehr schwere Schädigung. Deshalb wurden sämtliche Pilzkulturen niemals in einem Laboratoriumsraum, sondern stets in einem gut ventilierten Gewächshause gezüchtet. Desgleichen wurde während der Untersuchungen selbst durch Öffnen der Fenster für einen ständigen Luftaustausch gesorgt. Daß tatsächlich diesen Verunreinigungen der schädigende Einfluß zugeschrieben werden muß, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man normal empfindliche *Rhizophidium*-Kulturen durch Abgießen halbiert und je eine Hälfte unter den günstigen Verhältnissen beläßt und die andere in den geschlossenen, mit schädlichen Gasen geschwängerten Laboratoriumsraum (bei geschlossenen Fenstern) bringt.

Schon nach 24 Stunden läßt sich durch den Vergleich der Kulturen in den beiden verschiedenen Räumen der Einfluß der „giftigen“ Laboratoriumsluft als unverkennbar nachweisen.

Während sich die Kulturen im Gewächshause in jeder Beziehung vollkommen normal erhalten hatten, ließen die Kulturen im anderen Raume schon äußerlich erkennen, daß ihre Lebensfunktionen stark beeinträchtigt waren. Nur relativ wenige Sporangien hatten ihre Schwärmer entlassen, obwohl die Behälter vollkommen reif erschienen. Die normale, mit außerordentlicher Lebhaftigkeit sich vollziehende Entleerung der Sporangien war einem langsamen und einzeln erfolgenden Austreten der Zoosporen gewichen. Hierbei konnte ich öfters ein Zusammenkleben und Hängenbleiben der Cilienenden an den Sporangienöffnungen konstatieren. Unter diesen Umständen war natürlich die Zahl der sich frei bewegenden Zoosporen recht gering. Ihre Bewegung erfolgte äußerst träge und wurde schon nach 15—30 Sekunden sistiert. Bei der Prüfung ihrer chemotaktischen Sensibilität zeigte sich, daß sie beinahe vollkommen verloren gegangen war. Denn selbst eine kaltgesättigte Lösung von Diastase, Nuklein usw. vermochte nur einen sehr schwachen positiv chemotaktischen Effekt hervorzurufen, Substanzen, denen normal empfindlichen Zoosporen gegenüber ein außerordentlich starker Reizwert gebührt.

Aus diesen Tatsachen geht mit Deutlichkeit hervor, welch' hoher Einfluß dem Gehalte der umgebenden Atmosphäre an giftigen Bestandteilen beizumessen ist.

---

1) Gummischlauchzuleitungen sind möglichst ganz zu vermeiden, da diese das Leuchtgas in einer schon für den Geruchssinn leicht wahrnehmbaren Menge durchlassen.

Die Frage über den Einfluß unreiner Laboratoriumsluft auf physiologische Reizvorgänge ist schon von anderer Seite behandelt worden, so von Molisch[1]), Richter[2]) und v. Guttenberg[3]), die ihre Einwirkung auf die tropistischen Erscheinungen der Pflanze studierten; Jost[4]) will infolge dieser Ergebnisse die Frage nach dem Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus von Grund aus völlig neu untersucht wissen.

Die Temperatur übt — soweit meine Erfahrungen reichen — keinen sehr wesentlichen Einfluß auf die chemotaktische Reizbarkeit der Zoosporen aus. Das Optimum für die Reizempfindlichkeit wie für ihre Beweglichkeit glaube ich bei den Temperaturen 16—18° C. legen zu müssen. Niedrigere Temperaturen, z. B. 8° C., bewirken unter sonst gleichen Bedingungen eine gewisse Herabsetzung der Lebhaftigkeit der Bewegung und zugleich eine schwache, jedoch merkliche Abstumpfung der Zoosporen gegen gebotene Reizstoffe. Temperaturen, die über dem Optimum liegen, z. B. 26° C., wirken in gleicher Weise ein.

Ähnliche Beobachtungen liegen bezüglich der Farn-Spermatozoiden (Dicksonia) von Vögler[5]) vor, der mit steigender und fallender Temperatur — vom Reizoptimum (15—28° C.) aus gerechnet — eine Abnahme ihrer Reizempfindlichkeit gegen Äpfelsäure konstatierte. — —

Es ist eine bekannte Tatsache, daß Bakterien, Flagellaten usw., die aus ihrem natürlichen Medium isoliert und auf künstlichem Nährboden gezüchtet werden, bei fortdauernder Kultur eine allmähliche Abnahme ihrer Reizbarkeit gegen bestimmte Stoffe erkennen lassen. Diese Erscheinung wurde z. B. von Pfeffer[6]) und von Rothert[7]) an verschiedenen Bakterien (Amylobakter, Bacillus Solmsii) nachgewiesen.

Die gleiche Abhängigkeit der chemotaktischen Reizempfindlichkeit von der Länge der Kulturdauer konnte auch ich regelmäßig

---

1) H. Molisch, Über Heliotropismus, indirekt hervorgerufen durch Radium. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Bd. 23, 1905, S. 7.

2) Richter, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Mathem.-Naturwiss. Klasse, Wien, Bd. 115, I. Abtlg., S. 265.

3) H. Ritter v. Guttenberg, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910, S. 462—492.

4) L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1908, II. Aufl., S. 565.

5) C. Vögler, a. a. O., Bot. Ztg., Bd. 49, 1891, S. 673 (Kap. V) u. S. 717.

6) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., 1904, S. 763.

7) Rothert, a. a. O., Flora, Bd. 88, 1901, S. 417 u. 419.

an den *Rhizophidium*-Kulturen konstatieren. Während die nach dem Prinzip der Anreicherung gewonnene Ausgangskultur sich ausgezeichnet chemotaktisch erwies, war schon die dritte oder vierte, durch Überimpfen auf frischen Pollenstaub gezüchtete Generation wesentlich in ihrer chemotaktischen Reizempfindlichkeit beeinträchtigt, so daß es zur Auslösung der Reaktion einer bedeutend höheren Konzentration bedurfte, als bei normaler Empfindlichkeit. Eine Herabsetzung der Beweglichkeit der Zoosporen fand ich jedoch mit der beginnenden Abstumpfung der Sensibilität nicht vereinigt.

Erst bei noch weiter fortgesetzten Kulturen war die immermehr zunehmende Reizunempfindlichkeit mit einer mäßigen Verminderung der Lebhaftigkeit der Zoosporen kombiniert. Zu gleicher Zeit trat die Tendenz zur Bildung von Dauersporangien auf.

Mit dem Eintreten der Abstumpfung der chemotaktischen Sensibilität mußte natürlich stets auf eine frische Ausgangskultur des Pilzes zurückgegriffen werden.

Aber sehr oft erwies sich auch das Schwärmermaterial der Ausgangskulturen trotz lebhafter Beweglichkeit als nicht genügend empfindlich. Die Ursache hierfür ist wohl auf eine individuell verminderte Reizempfindlichkeit der eingefangenen Pilzkeime zurückzuführen. Überhaupt repräsentiert *Rhiz. poll.* in chemotaktischer Beziehung einen äußerst subtilen Organismus.

Was die allmählich zunehmende Abstumpfung der Sensibilität durch die sukzessiven Kulturen anbetrifft, so dürfte sie ihre Erklärung wahrscheinlich in den sehr reichlichen und günstigen Nahrungsverhältnissen finden. Denn die Beobachtungen Rotherts[1]) an Bakterien (Amylobakter) und Flagellaten (Trepomonas) haben gezeigt, daß diese Organismen durchaus nicht unter den günstigsten Lebensbedingungen, die ihnen in künstlicher Kultur geboten sind, die höchste Reizempfindlichkeit besitzen; es lehrt vielmehr die Erfahrung, daß unter solchen Umständen die Empfindlichkeit gegen Reizstoffe teilweise oder sogar ganz verloren gehen kann; andererseits kann eine mäßige Verschlechterung der Lebensbedingungen eine Steigerung des Reizzustandes herbeiführen.

Auf Grund dieser Tatsachen ist die Annahme nicht von der Hand zu weisen, daß die in sehr ansehnlicher Menge aus den Pollenstaubmassen herausdiffundierenden Proteinstoffe den Pilz in

1) Rothert, a. a. O., Flora, Bd. 88, 1901, S. 417 (Kap. IX).

den Zustand einer gewissen Überernährung bringen, deren Folge die Verminderung der Reizempfindlichkeit gegen die Proteinstoffe ist.

Eine schädigende Wirkung durch sich anhäufende Stoffwechselprodukte im Kulturmedium von seiten des Pilzes oder anderer Organismen erscheint wegen der Kulturmethode ausgeschlossen.

Ich wende mich nun der Inkonstanz bei den *Saprolegnia*-Zoosporen zu.

Bekanntlich ist für sie die Erscheinung der Diplanie charakteristisch. In der ersten Phase ihrer Schwärmperiode, die nur wenige Minuten umfaßt, sind die träge beweglichen Zoosporen chemotaktisch vollkommen unempfindlich und zwar nicht nur gegen die Phosphate, resp. den Fleischextrakt, wie schon Stange konstatiert hat, sondern nach meinen Untersuchungen auch gegen alle Proteinkörper und ihre Derivate wie verwandte Verbindungen. Erst einige Stunden später, nachdem sie in die zweite Phase ihrer Schwärmtätigkeit eingetreten waren, erwiesen sie sich vorzüglich chemotaktisch. Wir haben hier also eine aus inneren Ursachen erfolgende Änderung der chemotaktischen Reizbarkeit vor uns.

Daß mit dem Alter eines Organismus dessen taktische Reizbarkeit abnimmt, ist sowohl für heliotaktische Schwärmzellen (Pandorina morum)[1]) als für die chemotaktischen Farn-Spermatozoiden[2]), Bakterien usw. von verschiedenen Forschern konstatiert wurden.

Ich kann mich diesen Beobachtungen bezüglich der *Saprolegnia*-Zoosporen vollkommen anschließen. Denn schon nach 1/2- bis 1-stündiger Schwärmtätigkeit der Zoosporen vermochte ich eine Abstumpfung der Reizempfindlichkeit zu beobachten; die Abnahme der Sensibilität war gegenüber den Proteinkörpern nur sehr gering oder nicht merklich, um so beträchtlicher aber für die Phosphat-Ionen. In einem konkreten Falle war nach etwa 2-stündiger Schwärmdauer der Zoosporen die Reizschwelle für KH_2PO_4 im Vergleich zu dem Werte für das Reizoptimum (0,00001 Mol) um den 200-fachen Betrag nach oben verschoben worden, so daß erst eine 0,002 molare Lösung eine eben merkliche Anlockung hervor-

---

1) Rothert, a. a. O., Flora, Bd. 88, 1901, S. 419 (Kap. IX).

2) C. Vögler, Beiträge zur Kenntnis der Reizerscheinungen. Bot. Ztg., Bd. 49, 1891, S. 659 (Kap. IV).

zurufen vermochte. Die Reizschwelle für Pepsin war dagegen nicht alteriert[1]).

Wir sehen also, daß die beiden voneinander unabhängigen, spezifischen Sensibilitäten der Zoosporen bezüglich der Stärke ihrer Abnahme durchaus nicht gleichen Schritt halten.

Da Stange diesem Einfluß des Alters der Schwärmer auf die Reizempfindlichkeit anscheinend nicht genügend Rechnung getragen hat, so dürften die Differenzen der von ihm bestimmten Reizschwellenwerte für die Phosphorsäure und ihre Salze durch Nichtbeachtung dieses Faktors ihre Erklärung finden[2]).

Es ist deshalb erforderlich, die chemotaktischen Untersuchungen möglichst sofort, nachdem die Zoosporen den Häutungsprozeß vollzogen haben, — also mit dem Eintritt des Reizoptimums — vorzunehmen und die Versuche nicht zu lange Zeit auszudehnen. — —

Die Einwirkung der Temperatur auf die chemotaktische Reizbarkeit der *Saprolegnia*-Zoosporen ist seinerzeit von Stange[3]) studiert worden. Ich muß mich seinen Ergebnissen anschließen. Er hat aber nur in dem Temperaturintervall von 7—20° C. seine diesbezüglichen Untersuchungen angestellt und höhere Temperaturen unberücksichtigt gelassen. Bei 18—20° C. liegt ungefähr das Optimum für die Reizempfindlichkeit. Während 23° schon deutlich schädigend wirken, werden bei 25—27° Bewegung und Reizempfindlichkeit der Zoosporen derartig beeinträchtigt, daß chemotaktische Studien völlig ausgeschlossen sind. Denn selbst eine $^1/_{50}$ proz. Pepsinlösung war nicht imstande, einen sichtbaren Reiz auf die Schwärmsporen auszuüben.

Deshalb mußten die Untersuchungen im Mikroskopiersaale, in dem mit Eintritt der sommerlichen Wärme oft Temperaturen von 23—28° C. herrschten, abgebrochen und in einem Raume des Souterrains des Institutes fortgesetzt werden, woselbst das Thermometer niemals über 19° C. zeigte.

In Rücksicht auf den Standort in der Natur erscheint für die

---

1) Vgl. C. Vögler, a. a. O., S. 662, wo gezeigt ist, daß die Reizschwelle der Farnsamenfäden *(Dicksonia)* für Äpfelsäure nach 25 Minuten langem Aufenthalt in Leitungswasser bis zu 0,1 % vorgerückt wurde.

2) Man braucht nur die Stangeschen Werte für die Reizschwellen (%) in Mol umzurechnen, woraus sich leicht die Differenzen seiner Reizschwellenwerte — die einander gleich sein müßten — ergeben.

3) B. Stange, a. a. O., Bot. Ztg., 1890, Bd. 48, S. 139.

wasserbewohnenden Saprolegniaceen der schädliche Einfluß dieser relativ nicht zu hohen Temperaturen durchaus leicht erklärlich. —

Am Schlusse dieses Kapitels sei es mir noch gestattet, mit einigen Worten das chemotaktische Verhalten des mittels der Klebsschen Kulturmethode[1]) gezüchteten Schwärmermaterials zu beleuchten.

Da ich am Beginn dieser Untersuchungen mich zur Züchtung von Reinkulturen der *Saprolegnia* dieses künstlichen Gelatine-Fleischextrakt-Nährbodens bediente, so hatte ich Gelegenheit, die Unbrauchbarkeit dieser Methode zu konstatieren, sobald es sich darum handelt, reizempfindliches Zoosporenmaterial zu kultivieren. Trotz wochenlanger Bemühungen gelang es mir nicht, normal empfindliche Schwärmsporen zu züchten. Regelmäßig waren schon die Zoosporen der ersten, artreinen Kultur, wie ich sie durch Übertragen von einigen *Saprolegnia*-Sporangien auf den sterilen Nährboden erzielte, in ihrer chemotaktischen Reizbarkeit gegen die Phosphorsäure und ihre Salze außerordentlich abgestumpft.

So stellte ich fest, daß die diesbezüglichen unteren Reizschwellen der Zoosporen, die den Ausgangskulturen verschiedener Zeiten entstammten, auf die Werte: $^1/_{90}$, $^1/_{200}$, $^1/_{40}$, $^1/_{75}$, $^1/_{180}$, $^1/_{240}$, $^1/_{50}$ Mol KH_2PO_4 gestiegen waren, was einem durchschnittlichen Schwellenwert von $^1/_{125}$ Mol entspricht. Dies bedeutet aber eine fast 1000-fache Erhöhung des Reizschwellenwertes gegenüber den normalen Verhältnissen.

Zu gleicher Zeit machte ich an solchem Material die interessante Beobachtung, daß die Sensibilität für die Proteinstoffe und ihre Derivate anscheinend nicht im geringsten durch die künstlichen Kulturbedingungen gelitten hatte. Eine Verschiebung der unteren Reizschwellen für Pepsin, Hämoglobin, Pepton konnte nicht konstatiert werden.

Wir sehen also, daß auch hier unter den künstlichen Kulturverhältnissen die beiden spezifischen Sensibilitäten der *Saprolegnia*-Zoosporen ein durchaus verschiedenes Verhalten erkennen lassen. Während die eine sich ungeschwächt erhalten hat, ist die andere unverhältnismäßig stark abgestumpft worden.

Das Schwärmermaterial der nächstfolgenden Kulturen, die nach Klebs durch Überimpfen des Mycels der Ausgangskulturen

---

1) G. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, II. *Saprolegnia mixta.* Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, 1899, S. 514—516.

auf einen neuen Nährboden erhalten wurden, hatte seine Reizempfindlichkeit gegen Phosphat-Ionen vollständig eingebüßt, so daß keine Konzentration der Phosphorsäure und ihrer Salze imstande war, eine chemotaktische Bewegung der Zoosporen auszulösen.

Bei weiterer Dauer dieser sukzessiven Kulturen machte sich schließlich — wie zu erwarten war — auch eine deutliche Abnahme der Sensibilität gegen die Proteinstoffe bemerkbar, so daß die Reizschwellenkonzentrationen eine 2 bis 3-fache Steigerung erfahren mußten.

Wir dürften wohl nicht fehlgehen, wenn wir, ähnlich wie bei *Rhiz. poll.*, auch in diesem Falle die Erklärung für die Abstumpfung der Sensibilitäten in den überaus reichlichen und günstigen Ernährungsbedingungen suchen. Warum aber und durch welche Faktoren die Sensibilität für die Phosphat-Ionen zuerst und so rasch zur Abstumpfung gebracht wird, entzieht sich natürlich völlig unseren Betrachtungen.

Aus den Untersuchungen Knieps[1]) an Bakterien wissen wir, daß die chemotaktischen Reizerscheinungen in hohem Maße von der Reaktion des Kulturmediums resp. des Kulturbodens beeinflußt werden.

Von der Annahme ausgehend, daß auch die *Saprolegnia*-Zoosporen durch Änderung der Reaktion des Nährbodens ähnlichen Reizumstimmungen unterworfen sein könnten, wurde der unter normalen Umständen sauer reagierende Fleischextrakt durch Zusatz von Na_2CO_3 bis zur schwach alkalischen Reaktion neutralisiert. Das Zoosporenmaterial, das auf solchem alkalischen Gelatinenährboden gezüchtet war, ergab aber in chemotaktischer Beziehung keine Abweichung von dem Material, das auf saurem Nährboden kultiviert worden war. —

Daß es auch in den vollkommen normal reizempfindlichen Präparaten der verschiedenen Schwärmsporensorten stets eine gewisse Anzahl von Individuen gab, die gegen die kräftigsten Chemotaktika optimaler Konzentration wenig empfindlich oder völlig indifferent waren, glaube ich nicht besonders hervorheben zu müssen.

---

1) H. Kniep, Untersuchungen über die Chemotaxis der Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 215.

Kapitel XI. Die Aerotaxis der untersuchten Schwärmsporen.

Das Verhalten der freibeweglichen Organismen gegen Sauerstoff ist bekanntlich äußerst wechselnd. Während sehr viele Bakterien, jedoch nicht alle, durch Sauerstoff sehr stark chemotaktisch gereizt werden, entbehren die Spermatozoiden der Farne[1]) völlig der Aerotaxis. Dagegen kommt den Samenfäden von *Marchantia* nach Lidforss[2]) und Akerman[3]) eine deutliche Reizbarkeit gegen Sauerstoff zu.

Da manche aerotaktische Organismen *(Euglena)* keine anderweitige chemotaktische Reizbarkeit aufweisen und andererseits chemotaktisch reizbaren Organismen die Aerotaxis vollkommen abgeht, so muß man offenbar Chemotaxis und Aerotaxis als gesonderte Sensibilitäten betrachten.

Was wir über die Beziehung des Sauerstoffs zu den Schwärmsporen der Chytridiaceen wissen, erstreckt sich auf die kurze Notiz von Zopf[4]): „Gegen Sauerstoffabschluß zeigen sich die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* so empfindlich, daß sie alsbald zur Ruhe kommen und vollständig zerfließen“. Die andere Beobachtung stammt von Rosen[5]), der gleichfalls die große Empfindlichkeit der Zoosporen von *Chytridium Zygnematis* gegen Sauerstoff hervorhebt.

In der Tat erweisen sich die Zoosporen von *Rhiz. poll.* ungemein empfindlich gegen Sauerstoff; das gleiche gilt für die Schwärmzellen von *Rhiz. sphaerotheca*, über die bis jetzt in dieser Richtung noch keine Beobachtungen vorlagen.

Unter diesen Verhältnissen ist es ein unerläßliches Erfordernis, alle chemotaktischen Untersuchungen mit unbedeckten Präparaten auszuführen. Bedeckt man einen schwärmsporenhaltigen Tropfen mit dem Deckglas, so sieht man alsbald die Zoosporen den Rändern des Tropfens zueilen. Befinden sich im Kulturtropfen mehrere Luftblasen, so gestaltet sich die Erscheinung der Aerotaxis besonders deutlich. Mit der Abnahme des Sauerstoffgehaltes der Flüssigkeit ziehen die Schwärmer ihre Kreise immer enger, bis sie schließlich, wie bei einer chemotaktischen Ansammlung, einen lebhaften Tanz an der Peripherie der Luftblasen aufführen. Ist es aber den Schwärmsporen aus mechanischen Gründen, wie z. B. durch die

1) Vgl. W. Pfeffer, a. a. O., Untersuch., 1884, S. 372.

2) Lidforss, a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 85.

3) Ake Akerman, a. a. O., Zeitschr. f. Bot., 1910, 2. Heft, S. 103.

4) W. Zopf, Über einige niedere Algenpilze usw., 1887, Halle, S. 9.

5) Rosen, Beitrag zur Kenntnis der Chytridiaceen, 1886, S. 12.

umschließende Pollenstaubmasse unmöglich gemacht, ihrem ausgesprochenen Sauerstoffbedürfnis Rechnung zu tragen, so beginnt schon nach ca. 1 Minute die lebhafte Bewegung der Zoosporen sich sehr deutlich zu verlangsamen; kurz darauf tritt völlige Sistierung der Bewegung und der Tod ein, denn nach Abheben des Deckglases waren die Zoosporen nicht wieder zur Aufnahme ihrer Schwärmtätigkeit zu bringen.

Ähnlich wie durch die Luftblasen läßt sich die aerotaktische Reizbarkeit dieser Zoosporen mit Hilfe einer relativ weitlumigen Kapillare nachweisen, die nur eine sehr kurze Flüssigkeitssäule (0,1 mm) Leitungswassers und im übrigen Luft enthält. Schiebt man diese Kapillare in die Mitte eines bedeckten Kulturtropfens, wo die Schwärmsporen infolge der mangelnden Sauerstoffzufuhr schon in einen gewissen Grad der „Dyspnoë“ geraten sind, so kann man sich leicht von der besagten, aerotaktischen Ansammlung überzeugen.

Die Frage nach ihrer physiologischen Qualität, ob phobotaktisch oder topotaktisch, will ich dahingestellt sein lassen.

Im Beginn meiner chemotaktischen Studien über die Schwärmsporen von *Rhiz. poll.* habe ich regelmäßig eine schwache, aber deutliche Ansammlung um Tröpfchen von Terpentinöl konstatiert und sie ohne Bedenken für chemotaktisch gehalten; jedoch nach dem Abschluß der Untersuchungen habe ich auf Grund der vorliegenden Resultate die Überzeugung gewonnen, daß jene beobachteten Ansammlungen sehr wahrscheinlich nicht chemotaktischer, sondern rein aerotaktischer Natur seien. Denn das Terpentinöl hat die Eigenschaft, den Sauerstoff der Luft zu absorbieren, wobei es zu einer Aktivierung des Sauerstoffes kommt. Dieser Körper würde also lediglich die Rolle eines Sauerstoffträgers spielen und infolgedessen bei den Schwärmsporen eine aerotaktische Reaktion auslösen.

Im Gegensatz zu den Zoosporen dieser beiden Chytridiaceen scheinen die Schwärmzellen von *Pseudolpidium Saprolegniae* in erheblich geringerem Maße gegen Sauerstoffmangel empfindlich zu sein. Denn ich habe bei ihnen niemals Beobachtungen machen können, die für das Vorhandensein einer aerotaktischen Reizbarkeit sprächen. In dem mit einem Deckglas und Luftblasen haltigen, bedeckten Kulturtropfen behielten sie nach der Entleerung aus den Sporangien ihre Beweglichkeit eine Stunde lang ungeschwächt bei, wobei das Präparat stets eine gleichmäßige Verteilung der Schwärmer aufwies.

Wir müssen also schließen, daß das Konzentrationsgefälle des Sauerstoffs unter den herrschenden Bedingungen nicht steil genug war, um eine Aerotaxis herbeizuführen, oder daß ihnen eine aerotaktische Reizbarkeit völlig abgeht. Entschieden kann diesen Zoosporen eine geringe Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel nur von Vorteil sein, da sie in Anpassung an ihren Wirt oftmals an Stellen leben müssen, die nicht gerade als sauerstoffreich zu bezeichnen sind.

Die Einwirkung des Sauerstoffs auf die *Saprolegnia*-Zoosporen ist von Stange[1]) einer eingehenden Prüfung unterzogen worden. Er stellte fest, daß mäßiger Sauerstoffmangel auf sie von nur geringem Einfluß ist.

Kapitel XII. Über die Wirkung der Narcotica auf die Chemotaxis der Zoosporen von *Rhiz. pollinis* und *Rhiz. sphaerotheca.*

Bekanntlich ist es das Verdienst Rotherts[2]), zuerst eine systematische, von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Untersuchung über die Wirkung der Narcotica, des Äthers uud des Chloroforms, auf die Reizbewegungen verschiedener, schwärmender Mikroorganismen angestellt zu haben. Als wichtigstes Resultat fand er, daß viele, jedoch nicht alle untersuchten Mikroorganismen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen durch Äther- und Chloroform-Lösungen geeigneter Konzentration anästhesiert werden, d. h. daß sie das ihnen normalerweise zukommende Empfindungsvermögen für äußere Reize zeitweise einbüßen und deshalb auf die dargebotenen Reize nicht reagieren, obwohl ihnen die Beweglichkeit gestatten würde, jene mit entsprechender Reaktion zu beantworten. Dieses Verhalten konnte Rothert für mehrere Fäulnisbakterien (Termo I, II u. III), zwei *Spirillum*-Arten, *Bacillus Solmsii* (hier nur durch Chloroform, nicht durch Äther), *Amylobacter* (Chemo-, Aero- und Osmotaxis) und ferner für *Gonium* und *Pandorina* (Phototaxis) nachweisen. Dagegen fand er die Erwartung, nämlich daß sich die Empfindlichkeit für äußere Reize durch die Narcotica würde eher aufheben lassen als die Bewegung, bei *Trepomonas* (Chemotaxis), *Chlamydomonas* (Phototaxis) und *Saprolegnia* (Chemo-

1) B. Stange, a. a. O., Bot. Ztg., 1890, Bd. 48, S. 139. Vgl. ebenfalls Rothert, Cohns Beiträge zur Biologie, 1892, Bd. 5, S. 341.

2) Rothert, Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IXL, 1904, S. 1.

taxis) nicht bestätigt, denn bei diesen Organismen wird die Beweglichkeit eher aufgehoben als die Empfindlichkeit für äußere Reizanlässe.

Da Rothert aus dem großen Formenkreise der Phycomyceten nur die Saprolegniaceen prüfen konnte, so erscheint es mir nicht unangebracht, wenn ich die Untersuchungen dieses Forschers durch meine Beobachtungen über die Einwirkung der Narcotica auf einige Chytridiaceen-Zoosporen ergänze, umsomehr, da die Resultate verschiedene Eigentümlichkeiten erkennen lassen.

Die Versuche wurden in folgender Weise durchgeführt.

Als Ausgangslösungen dienten stets gesättigte Lösungen von Chloroform resp. Äther in Leitungswasser, welche mit einem beträchtlichen Überschuß von Chloroform resp. Äther im Dunkeln aufbewahrt wurden. Kurz vor jedem Versuche erfolgte in einem kleinen Meßzylinder die Dosierung des Narcoticums stets in der doppelten Konzentration, als wie sie für das Außenmedium bestimmt war. Mittels einer kleinen Pipette wurde dem Meßgefäß schnell ein geringes Quantum entnommen und dem schon zur Hälfte mit der Kulturflüssigkeit beschickten kleinen Zylinder — wie er auf S. 479 beschrieben ist — das gleiche Volumen des Narcoticums hinzugegeben. Alsbald stellte sich die gewünschte Konzentration des Narcoticums her. Hiervon wurden nun mit Hilfe einer kleinen Pipette rasch 2—3 Tropfen entnommen, auf den Objektträger gebracht und sofort mit einem bereitgehaltenen Deckglase bedeckt. Die augenblicklich zugeschobenen Kapillaren wurden aus leicht erklärlichen Gründen mit ihrer Mündung möglichst in die Mitte des Tropfens gebracht. Auf diese Weise wurden die Fehlerquellen, die aus der großen Flüchtigkeit der Narcotica entstehen, nach Möglichkeit vermieden und die Konzentration des Narcoticums im Zentrum des Präparates für genügend lange Zeit unverändert erhalten. Als Kriterium für die eingetretene Anästhese galt der völlige Indifferentismus der Zoosporen von *Rhiz. poll.* bezw. *Rhiz. sphaerotheca* gegen die zugeschobenen Kapillaren, welche eine Lösung von 0,117 % Proteinsubstanz aus Pflanzen bezw. 0,1 % Pepton enthielten. Vor jeder Versuchsreihe wurde stets das zur Untersuchung gelangende Schwärmermaterial auf seine normale, chemotaktische Empfindlichkeit hin genau geprüft.

Ich gebe im folgenden zunächst die Resultate der Versuchsreihen für die Zoosporen von *Rhiz. poll.* und dann für die von *Rhiz. sphaerotheca.*

Versuchsreihen
für die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis*.

I. (Chloroform)			II. (Äther)		
Gehalt des Außenmediums an Chloroform in Mol	Bewegung der Zoosporen	Reaktion der Zoosporen	Gehalt des Außenmediums an Äther in Mol	Bewegung der Zoosporen	Reaktion der Zoosporen
0,00150 (= 2,5 % C.-W.)[1]	nicht merkbar	normal	0,042 (= 5 % Ä.-W.)[1]	kaum oder nicht merkl.	sehr mäßig bis schwach
0,0030 (= 5 % C.-W.)	nur mäßig	normal	0,083 (= 10 % Ä.-W.)	nur mäßig	fast nicht merklich
0,0045 (= 7,5 % C.-W.)	sehr deutlich	normal	0,126 (= 15 % Ä.-W.)	stark	gleich Null
0,006 (= 10 % C.-W.)	stark	normal	0,166 (= 20 % Ä.-W.)	noch stärker	gleich Null
0,009 (= 15 % C.-W.)	fast mom. völlig	unmöglich	Die Kapillarflüssigk. enthält 0,117 % Proteinsubst. a. Pfl.	gehemmt	
Die Kapillarflüssigk. enthält 0,117 % Proteinsubst. a. Pfl.	gehemmt				

Rhiz. poll. zeigte also das exzeptionelle Verhalten, daß sich bei ihm die chemotaktische Empfindlichkeit wohl durch Äther, aber nicht durch Chloroform aufheben ließ. Wegen dieser überraschenden Eigentümlichkeit wurden die vergleichenden Versuche über die Einwirkung des Chloroform- und Ätherwassers mit verschiedenen Kulturen und zu verschiedenen Zeiten mehrere Male wiederholt, doch stets mit dem gleichen Erfolge.

Ein ganz ähnliches Verhalten hat Rothert[2]) seinerzeit bei *Bacillus Solmsii* konstatiert, nur daß hier gerade das umgekehrte Verhältnis obwaltete, indem sich bei ihm die chemotaktische Sensibilität wohl durch Chloroform, nicht aber durch Äther ausschalten ließ.

Wir könnten also geneigt sein, anzunehmen, daß dieser Protoplast durch die beiden Narcotica in verschiedener Weise affiziert wird. Diese Annahme ergibt sich nach Rothert[3]) durchaus nicht

1) Es ist unter % C.-W. resp. % Ä.-W. immer der Gehalt des Außenmediums an gesättigtem Chloroform- resp. Äther-Wasser gemeint.

2) Rothert, a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XXXIX, S. 27, 28 u. 59.

3) Rothert, a. a. O., S. 59.

mit zwingender Notwendigkeit, umsomehr, da dieser Forscher unterlassen hat, stärkere Ätherlösungen als 30 % Ä.-W. (= 0,252 Mol Äther, $(C_2H_5)_2 \cdot O$), wodurch die Beweglichkeit schon stark geschwächt wurde, zur Anwendung zu bringen. Es könnte demnach sehr wohl die Möglichkeit vorliegen, daß das spezifische Verhältnis der Resistenz dieses Organismus gegen die beiden Narcotica sehr zu Ungunsten des Äthers verschoben ist. Eine analoge Erklärung erscheint a priori auch für die Zoosporen von *Rhiz. poll.* plausibel, doch davon später.

Versuchsreihen für die Zoosporen von *Rhizophidium sphaerotheca*.

I. (Chloroform)			II. (Äther)		
Gehalt des Außenmediums an Chloroform in Mol	Bewegung (der Zoosporen)	Reaktion (der Zoosporen)	Gehalt des Außenmediums an Äther in Mol	Bewegung (der Zoosporen)	Reaktion (der Zoosporen)
0,0015 (= 2,5 % C.-W.)	eben merklich	mäßig	0,022 (= 2,5 % Ä.-W.)	nicht	mäßig
0,003 (= 5 % C.-W.)	deutlich	fast nicht merklich[1]	0,045 (= 5 % Ä.-W.)	eben merklich	zweifelhaft
0,0045 (= 7,5 % C.-W.)	stark	gleich Null	0,09 (= 10 % Ä.-W.)	ziemlich stark	gleich Null
0,006 (= 10 % C.-W.)	fast mom. völlig	gleich Null	0,18 (= 20 % Ä.-W.)	sehr stark	gleich Null
Die Kapillarflüssigk. enthält 0,1 % Pepton	gehemmt		0,27 (= 30 % Ä.-W.)	fast mom. völlig	gleich Null
			Die Kapillarflüssigk. enthält 0,1 % Pepton	gehemmt	

Während sich also die Zoosporen von *Rhiz. poll.* wohl durch Äther, nicht aber durch Chloroform anästhesieren lassen, wird bei seinem nahen Verwandten, dem *Rhiz. sphaerotheca*, durch beide Narcotica die Empfindlichkeit für chemische Reize früher aufgehoben als die Bewegung.

Schon Rothert[2]) hebt besonders hervor, daß die Anästhesierbarkeit weder in einem Zusammenhang mit der systematischen Stellung der Organismen noch mit der Art der verschiedenen

1) Mehrere Kontroll-Versuche! — Das Deckglas 4 Min. lang gelüftet: reichliches Einschwärmen in die Kapillare! —

2) Rothert, a. a. O., S. 50.

Reizanlässe steht, für die sie sensibel sind. *Rhiz. sphaer.* schließt sich demnach an die Gruppe der Organismen an, bei denen Rothert[1]) durch beide Narcotica völlige Anästhese zu erzielen vermochte.

Bemerkenswert ist nun, daß durchgängige Anästhese der Präparate von *Rhiz. sphaer.* erst durch eine relativ hohe Konzentration des C.-W. (7,5 Proz.) erreicht wurde, bei der die Beweglichkeit der Zoosporen schon stark verlangsamt war.

Diese Tatsache läßt nun die Wahrscheinlichkeit einer prinzipiell verschiedenen Wirkungsweise des Chloroforms und Äthers auf die Schwärmsporen von *Rhiz. pollinis* wieder geringer erscheinen, da dieses exceptionelle Verhalten auch in einer nur graduellen Verschiedenheit der Wirkung des Chloroforms auf die beiden Schwärmsporen-Arten seine Erklärung finden kann. Denn während bei den Zoosporen von *Rhiz. sphaerotheca* die Abstumpfung und Aufhebung ihrer Empfindlichkeit für chemische Reizanlässe früher eintritt als die Sistierung der Ortsbewegung, erhält sich bei den Zoosporen von *Rhiz. pollinis* das Reaktionsvermögen zwar ungeschwächt bis zur Einstellung der Schwärmtätigkeit, doch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die chemotaktische Sensibilität dieser Schwärmsporen infolge ihrer erhöhten Resistenz gegen Chloroform erst durch stärkere Konzentrationen des Narkotikums zur Abstumpfung gebracht wird. Derzeit fehlen uns die Mittel, den Nachweis für diese Annahme zu erbringen.

Wir müssen immer bedenken, daß diese Versuche nicht die Unterdrückung der Empfindlichkeit überhaupt, sondern nur die Aufhebung der Empfindlichkeit ohne gleichzeitige Sistierung der Ortsbewegung konstatieren können.

Rothert hat durch seine Untersuchungen auch nachgewiesen, daß die Empfänglichkeit der verschiedenen Organismen für die Anästhese spezifisch ungleich ist. Am leichtesten vermochte er Anästhese an Bakterium Termo III[2]) hervorzurufen. Bei diesem Bazillus ließ sich Chemotaxis und Aerotaxis schon durch 5 Proz. C.-W. völlig aufheben. Die gleiche Empfänglichkeit für die Anästhese durch Chloroform konstatierte Shibata[3]) an den Samenfäden von Isoetes.

1) Rothert, a. a. O., S. 49.

2) Rothert, a. a. O., S. 24 u. 55, II. Abschnitt.

3) K. Shibata, a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, S. 600 u. 601.

In dieser Beziehung schließen sich die Zoosporen von *Rhiz. sphaerotheca* an die beiden genannten Organismen an, da sowohl durch 5 Proz. C. W. als durch 5 Proz. Ä. W. ausgesprochene Anästhese der Schwärmzellen zu erzielen ist. Sie zählen also bezüglich ihrer Anästhesierbarkeit mit zu den empfindlichsten Lebewesen, die bis jetzt bekannt sind.

Für die Zoosporen von *Rhiz. pollinis* sind dagegen erst 10 bis 15 Proz. Ä.-W. mit der physiologischen Wirkung von 5 Proz. Ä.-W. auf die Schwärmsporen von *Rhiz. sphaerotheca* gleichwertig.

Ich möchte nicht verfehlen, noch darauf hinzuweisen, daß Chloroform, Äther und Äthylalkohol in keiner Konzentration einen räumlich orientierenden Reiz auf die untersuchten Chytridiaceen- und *Saprolegnia*-Zoosporen auszuüben vermögen. Sie wirken weder attraktiv noch repulsiv[1]). Daß aber dieser chemotaktische Indifferentismus gegen diese Narkotika nicht für alle Organismen charakteristisch ist, zeigen die Beobachtungen Rotherts[2]). Er wies für Amylobakter und ein Termo-artiges Bakterium eine ausgesprochene, positive Chemotaxis gegen Lösungen von Äthyl-Äther nach; Chloroform dagegen fand er in beiden Fällen völlig wirkungslos. Dieses Verhalten spricht wieder zugunsten der Möglichkeit, daß das Plasma — als Begriff der lebendigen Substanz überhaupt — in prinzipiell verschiedener Weise durch die beiden Narkotika affiziert werden kann. — —

Über den Einfluß der Narkotika auf die *Saprolegnia*-Zoosporen brauche ich mich nicht näher zu verbreiten, da sie bereits von Rothert[3]) in den Kreis seiner Untersuchungen einbezogen worden sind. Er fand, daß weder durch 10 Proz. C. W. noch durch 20 Proz. Ä. W. die chemotaktische Empfindlichkeit der Zoosporen von *Saprolegnia spec.*[4]) gegen Fleischextrakt aufgehoben wurde, obwohl bei diesen Dosierungen der Narkotika die Bewegung schon sehr stark verlangsamt war.

Nach meinen Beobachtungen an den beiden Rhizidien erscheint es nicht ausgeschlossen, daß *Saprolegnia mixta, Achlya, Aphanomyces* bezüglich ihrer Empfänglichkeit gegen die Anästhese ein abweichendes Verhalten zeigen. — —

---

1) Vgl. über die Methodik zur Füllung von Kapillaren usw., Rothert, a. a. O., Flora, Bd. 88, 1901, Kap. IV, S. 380.

2) Rothert, a. a. O., Kap. IV, S. 380.

3) Rothert, a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XXXIX, S. 31, 32.

4) Syn.: *Saprol. torulosa,* vgl. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, IV. Abteilung, *Phycomycetes,* S. 340.

Von den übrigen Narkotika wurde noch der Äthyl-Alkohol, der bekanntlich hinsichtlich seiner anästhesierenden Wirkung bei weitem dem Äther und Chloroform nachsteht, einer eingehenderen Prüfung bezüglich seines Einflusses auf die chemotaktischen Reizerscheinungen der Zoosporen von *Rhiz. poll.* unterworfen.

Als Kriterium für die eingetretene Anästhese galt auch hier wieder der völlige Indifferentismus der Zoosporen gegen Kapillaren, die eine 0,117 proz. Lösung von Proteinsubstanz aus Pfl. enthielten.

Versuchsreihe für die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* (Äthyl-Alkohol).

Gehalt des Außenmediums an $C_2H_5 \cdot OH$ in Mol	Bewegung der Zoosporen	Reaktion der Zoosporen
$\frac{1}{30}$	nicht merklich	normal
$\frac{1}{20}$	eben merklich	fast normal
$\frac{1}{10}$	nur mäßig	fast normal
$\frac{1}{4}$	deutlich	deutlich vermindert
$\frac{1}{2}$	stark	gleich oder fast gleich Null
1,0	momentan völlig	gleich Null
Die Kapillarflüssigkeit enthält 0,117 % Proteinsubstanz	gehemmt	

Wir sehen also, daß die chemotaktische Reizempfindlichkeit durch Alkohol früher aufgehoben wird als die Ortsbewegung, und zwar wird der völlige Indifferentismus der Zoosporen gegen den gebotenen Reizstoff erst durch $^1/_2$ Mol $C_2H_5 \cdot OH$ (= 2,3 Proz.) als Außenmedium erzielt; bei dieser Konzentration ist freilich die Beweglichkeit der Zoosporen auch schon sehr träge. Der Äthyl-Alkohol schließt sich demnach in seinem Verhalten gegenüber den Zoosporen von *Rhiz. pollinis* dem Äther an.

Ähnlich wie durch die Narkotika, so wird auch durch andere Körper, die sich im Außenmedium befinden, die chemotaktische Reizbarkeit der Organismen in hohem Maße beeinflußt.

Die Studien von Kniep[1]) an Bakterien haben uns über diese Verhältnisse wichtige Aufschlüsse gebracht. Desgleichen hat Shibata[2]) an den Isoetes-Spermatozoiden entsprechende Beobachtungen gemacht.

Es kann sich um Reizumstimmungen (Kniep) handeln oder, wie es häufiger der Fall ist, nur um eine Abschwächung der chemotaktischen Sensibilität.

Meine Untersuchungen, die ich in dieser Richtung an den *Saprolegnia*-Zoosporen anstellte, haben folgende Resultate ergeben. Es vermochten die Zoosporen gegen eine Kapillarflüssigkeit, die 0,001-proz. Pepsinlösung enthielt, nicht mehr zu reagieren, wenn das Außenmedium in Form einer $^1/_{2000}$ molaren Lösung von HCl, HNO_3 oder $\frac{H_2SO_4}{2}$ gegeben war. Erst eine 0,01 proz. Pepsinlösung war imstande, eine eben merkliche Reaktion auszulösen, was einer etwa 20-fachen Steigerung des Reizschwellenwertes unter normalen Bedingungen (R = 0,0004 Proz.) gleichkommt.

Ebenso verursachten andere Elektrolyte, wie NaCl, KNO_3 und K_2SO_4 schon in schwacher Konzentration eine Änderung der chemotaktischen Reizstimmung der Zoosporen.

Rohrzucker, ein Nicht-Elektrolyt, ließ dagegen in äquimolekularer Lösung ($^1/_{2000}$ Mol) keine Verschiebung der Reizschwellen erkennen, wohl aber in höheren Konzentrationen. Wahrscheinlich machen dann die plasmolytischen Wirkungen des Rohrzuckers ihren Einfluß auf die chemotaktische Reizstimmung geltend. Desgleichen konnte man bei diesen höheren Konzentrationen eine deutliche Verminderung der Lebhaftigkeit der Schwärmsporen wahrnehmen.

Kapitel XIII. Phototaxis der Schwärmsporen von *Rhiz. pollinis.*

Bekanntlich sind die meisten chlorophyllführenden Schwärmer[3]) ferner Euglena und andere grüne Flagellaten, Volvocineen usw. mehr oder weniger phototaktisch empfindlich.

1) H. Kniep, Untersuchungen über die Chemotaxis der Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906, S. 215.

2) K. Shibata, a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, Bd. XLI, S. 602.

3) Vgl. Strasburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen, Jena, 1878.

Dieses Verhalten hat aber nicht ausnahmslose Gültigkeit, denn die chlorophyllhaltigen Schwärmsporen von *Vaucheria*[1]) entbehren der phototaktischen Reizbarkeit.

Daß aber die Eigenschaft, auf Licht mit einer Änderung der Bewegungsrichtung zu reagieren, nicht unbedingt an die chlorophyllhaltigen, freibeweglichen Organismen gebunden sein muß, hat zuerst Strasburger gezeigt, dem wir die grundlegenden Arbeiten über dieses Gebiet verdanken. So fand er, daß die farblosen Schwärmsporen von *Chytridium vorax*, einem Parasiten des Hämatococcus, und von *Polyphagus Euglenae* sehr wohl dazu befähigt sind, Lichtreize zu perzipieren und sie mit entsprechender Reaktion zu beantworten.

Diesen beiden Fällen vermochte Rothert[2]) einen dritten aus der Klasse der Flagellaten anzureihen. Er konstatierte nämlich, daß eine Bodo-Art, die sich von *Chlamydomonas multifilis* nährte, ausgezeichnet phototaktisch war und zwar in höherem Maße als die chlorophyllhaltigen Wirtszellen selbst. Da Rothert diese phototaktischen Versuche nur bei gleichzeitiger Anwesenheit der *Chlamydomonas* ausgeführt hat, so äußere ich die Vermutung, daß von ihrer Seite chemotaktische Reizeinflüsse ausgehen können, die dazu beitragen würden, die Bodo-Parasiten besonders stark phototaktisch erscheinen zu lassen.

Nach Fischer[3]) sollen sich auch die Schwärmsporen von *Synchytrium Taraxaci* an den Stellen intensivster Beleuchtung ansammeln.

Ich bin nun in der Lage, die kleine Gruppe der phototaktischen, farblosen Organismen weiter zu vervollständigen, indem ich auch an den Schwärmzellen von *Rhiz. pollinis* deutliche Phototaxis festgestellt habe. Ich möchte aber vorausschicken, daß diese Erscheinung ziemlich starken Schwankungen unterworfen ist. Ihren Ursachen bin ich nicht nähergetreten. Ich habe nur regelmäßig konstatieren können, daß die Abnahme der phototaktischen Reizbarkeit parallel mit der Abstumpfung der chemotaktischen Sensibilität ging.

Besonders deutlich trat der Einfluß des Lichtes auf die Schwärmsporen hervor, wenn man eine Serie von Präparaten, die

1) Strasburger, a. a. O., S. 42; desgl. vgl. Thuret, Annales d. scienc. naturelles, 1850, III. sér., Vol. 14, p. 246.

2) Rothert, a. a. O., Flora, Bd. 88, 1901, S. 372.

3) A. Fischer, a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., 1882, Bd. 13, S. 298.

gut empfindliches Schwärmermaterial enthielten, unter die feuchte Glocke brachte und bei Vermeidung des Tageslichtes der Bestrahlung einer Auerlampe aussetzte. Nach einigen Minuten hatte sich in jedem Präparate die Hauptmasse der Zoosporen an dem dem Lichte zugekehrten Rande des Tropfens angesammelt. Bei Drehung der Präparate um 180° war nach einigen Minuten wieder der gleiche Effekt zu beobachten.

Natürlich fehlte es auch in diesen Fällen nicht an Schwärmern, die entweder vollkommen indifferent gegen die Einwirkung des Lichtes waren oder deren graduell verschiedenes Reaktionsvermögen sie zur Einnahme eines anderen Gleichgewichtszustandes nötigte.

Auch im diffusen Tageslicht ist die phototaktische Gruppierung zu beobachten, allerdings nicht so deutlich wie bei obiger Versuchsanstellung. Hierauf beruht es vielleicht, daß Zopf, der das *Rhiz. pollinis* zuerst eingehend studiert hat, die phototaktische Reizbarkeit dieser Zoosporen entgangen ist. Außerdem kann Material mit geringer Sensibilität vorgelegen haben.

Der Frage, ob die Schwärmzellen von *Rhiz. sphaerotheca* heliotaktisch sind, habe ich leider aus Mangel an Material nicht nähertreten können. Doch ist die Wahrscheinlichkeit, daß auch ihnen eine phototaktische Reizbarkeit zukommt, sehr groß, und die flüchtigen Beobachtungen, die ich in dieser Richtung während der chemotaktischen Studien über diese Chytridiacee gemacht habe, sprechen desgleichen für diese Annahme. Daß die Zoosporen der Saprolegniaceen des phototaktischen Reaktionsvermögens völlig entbehren, ist schon seit langem bekannt und von Strasburger[1]) und andern bestätigt worden.

Bei den Zoosporen von *Pseudolpidium Saprolegniae* habe ich keine phototaktischen Gruppierungen beobachten können; ihnen scheint desgleichen die phototaktische Reizbarkeit abzugehen.

Kapitel XIV. Allgemeine und biologische Betrachtungen.

Wir sind zweifellos berechtigt, die Fähigkeit der Organismen, chemotaktische Reaktionen auszuführen, als eine äußerst vorteilhafte Anpassung aufzufassen. Sie setzt in unserem Fall die

1) Strasburger, a. a. O., S. 19; vgl. Cohn, Bot. Ztg., 1867, S. 171, und ferner A. Fischer, a. a. O., Bd. XIII, 1882, S. 297.

Schwärmsporen der Parasiten in den Stand, mit Erfolg ihre Opfer aufzusuchen und bringt dadurch die sich entwickelnde, heterotrophe Pflanze auf Kosten des Wirtes in möglichst günstige Lebensbedingungen. Allerdings sind die untersuchten Pilze mit Ausnahme des *Pseudolpidium Saprolegniae* auch befähigt, eine saprophytische Lebensweise zu führen, indem sie ihre Wirte auch in totem Zustande befallen, doch davon später.

Mit einer an die Gewißheit grenzenden Wahrscheinlichkeit können wir behaupten, daß es allein die aus den Pollenkörnern herausdiffundierenden, nativen Proteinstoffe sind, welche die Zoosporen von *Rhiz. pollinis* zu chemotaktischen Reizbewegungen veranlassen. Bei *Rhiz. sphaerotheca* üben außerdem noch die Produkte der regressiven Eiweißmetamorphose eine chemotaktische Reizbarkeit auf die betreffenden Schwärmsporen aus. Daß tatsächlich von den Pollenzellen in relativ großer Menge Proteinkörper abgegeben werden, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein Quantum Pollenstaub 24 Stunden lang bei gewöhnlicher Temperatur mit einer kleinen Menge Leitungswassers auszieht, abfiltriert und die Molischsche Eiweißreaktion zur Anwendung bringt[1]). Die Reaktion ist außerordentlich schön und zeugt von der reichlichen Menge der abgegebenen Proteinstoffe.

Dieser Austritt von Proteinstoffen wird nun dadurch außerordentlich begünstigt, daß die Koniferenpollenkörner als Sexualzellen anemophiler Pflanzen ungeschützt und sehr empfindlich gegen die Benetzung mit Wasser sind[2]). Wenn ich auch ein Platzen der Pollenzellen, wie es z. B. für *Zea Mays* charakteristisch ist, nur in ganz seltenen Fällen beobachtet habe, so kann doch, wie Lidforss[3]) hervorhebt, der Tod gegen Wasser empfindlicher Pollenkörner auch durch Entstehung sehr kleiner Löcher in der Membran und durch allmähliches Aufreißen herbeigeführt werden. Letzteres Verhalten kommt jedenfalls dem Koniferenpollenstaub zu, obwohl ich spezielle Angaben hierüber nicht habe finden können.

Wenden wir uns dem *Pseudolpidium Saprolegniae*, dem streng auf *Saprolegnia* beschränkten Parasiten, zu. Auch diese Chytridiacee

1) Vgl. Verworn, Allgemeine Physiologie, 1909, V. Aufl., S. 115, Anm. 5; vgl. ferner B. Lidforss, Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, 1899, S. 304 (Eiweißgehalt des anemophilen Pollens) u. bes. S. 306.

2) Vgl. Lidforss, Zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896, S. 7.

3) Lidforss, a. a. O., S. 7.

ist gegen Proteinstoffe (inkl. Enzyme) und ihre Spaltprodukte, wie Peptone, Amidosäuren chemotaktisch außerordentlich empfindlich. Wir werden also den Schluß ziehen dürfen, daß es diese oder chemisch verwandte Körper sind, welche von dem Protoplasma der *Saprolegnia*-Hyphen in das umgebende Medium abgegeben werden und die Zoosporen des Parasiten zu chemotaktischen Reizbewegungen veranlassen. Die Richtigkeit dieser Annahme findet in den tatsächlichen Beobachtungen eine gute Stütze, denn es ist nachgewiesen worden, daß die lebenden Zellen von Pilzen unter normalen Umständen neben verschiedenen Körpern vielfach auch Eiweißstoffe, Enzyme, Peptone usw. in die umgebende Flüssigkeit exosmotisch abgeben[1]).

Schon Fischer[2]), der die ersten, eingehenden Untersuchungen über die verschiedenen Parasiten der Saprolegniaceen gemacht hat, spricht die Vermutung aus, daß es die Stoffwechselprodukte der Saprolegniaceen seien, welche die Schwärmsporen der Parasiten veranlaßten, sich auf ihren Wirtspflanzen festzusetzen. Die Erscheinung aber des streng beschränkten Parasitismus, wonach also der Schmarotzer zur Erlangung seiner Vegetationsbedingungen auf eine ganz bestimmte Gattung angewiesen ist, wie z. B. *Pseudolpidium (Olpidiopsis)* auf *Saprolegnia, Rozella simulans* auf *Achlya* usw. sucht Fischer[3]) durch die Abscheidung ganz spezifischer Stoffwechselprodukte zu erklären, die allein imstande seien, mit den Schwärmsporen des für die betreffende *Saprolegnia*-Gattung charakteristischen Parasiten in Wechselwirkung zu treten. Diese Annahme dürfte aber wohl nicht richtig sein, denn Fischer[4]) hat selbst beobachtet, daß zahlreiche *Saprolegnia*-Schläuche von den Schwärmern des Parasiten *Rozella simulans,* der nur auf *Achlya* schmarotzt, bedeckt wurden, allerdings ein Eindringen der Zoosporen hat er niemals nachweisen können. Diese Tatsache zeigt aber, daß die parasitischen Schwärmsporen nicht allein durch die Stoffwechselprodukte ihrer spezifischen Nährpflanze, sondern auch von den exosmotisch abgegebenen Stoffen der anderen Saprolegniaceen chemotaktisch gereizt werden.

---

1) Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Bd., 1897, 2. Aufl., S. 81.

2) Fischer, Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII, 1882, S. 286.

3) Fischer, a. a. O., S. 306, 307.

4) Fischer, a. a. O., S. 303.

Wir werden somit berechtigt sein, annehmen zu dürfen, daß auch die Schwärmsporen der übrigen auf Saprolegnieen parasitierenden Chytridiaceen, wie *Rozella*, *Woronina* usw. durch Proteinstoffe (inkl. Enzyme), Peptone und Amidoverbindungen zu chemotaktischen Reizbewegungen veranlaßt werden. Weshalb aber z. B. *Pseudolpidium* allein befähigt ist, in die für den Pilz spezifische *Saprolegnia*-Nährpflanze einzudringen, wird auf die den strengen Parasitismus bedingenden Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Schmarotzer zurückzuführen sein. Vielleicht spielen hierbei auch mehr äußere Momente eine wichtige Rolle, wie z. B. die verschiedenartige Beschaffenheit und Durchdringbarkeit der Membran der einzelnen Nährpflanzen.

Analogen Erscheinungen der Anpassung begegnen wir bekanntlich massenhaft in der Natur. So scheiden die weiblichen Organe großer Gruppen von Pflanzen dasselbe Reizmittel ab, durch das alle Spermatozoiden dieser Gruppe angelockt werden. Eine Befruchtung kommt jedoch fast nie zwischen fremden Arten zustande[1]).

Die Beobachtung Fischers, daß junge *Saprolegnia*-Schläuche besonders reichlich und rasch von den parasitischen Schwärmern des *Pseudolpidium* befallen werden, habe auch ich regelmäßig wahrnehmen können und möchte sie auf die durch das Wachstum stark gesteigerte Produktion der chemotaktisch wirksamen Stoffwechselprodukte und die leichtere Durchdringbarkeit der zarten Zellmembran zurückführen.

In einem Punkte aber muß ich den Angaben Fischers auf Grund eigner Beobachtungen widersprechen. Er hebt nämlich besonders hervor, daß die schwärmenden Zustände der Saprolegniaceen-Zoosporen niemals von den parasitischen Schwärmern befallen würden[2]). Ich habe nun öfters konstatieren können, wie die *Saprolegnia*-Zoosporen (2. Phase) von den *Pseudolpidium*-Schwärmern lebhaft von allen Seiten verfolgt wurden. Durch das häufige Anprallen der Parasiten war bald eine deutliche Verminderung der Bewegungsschnelligkeit der verfolgten Zoosporen wahrzunehmen, bis schließlich völlige Sistierung eintrat. In diesem Moment stürzten förmlich die zahlreichen Parasiten auf ihr Opfer und setzten sich an ihm fest. Wenige Minuten darauf konnte ich

1) Vgl. W. Pfeffer, Untersuchungen usw., 1884, Bd. 1, S. 421, u C. Vögler, Bot. Ztg., 1891, S. 693.

2) Vgl. Fischer, a. a. O., S. 301.

schon eine starke Deformierung der Zoospore erkennen. Den weiteren Verlauf dieser Erscheinung habe ich nicht beobachtet. Mir schien es aber, als ob die Parasiten in die *Saprolegnia*-Zoospore eindrangen.

Wir sehen also, daß auch die Zoosporen der *Saprolegnia* vermöge ihrer Stoffwechselprodukte bei den *Pseudolpidium*-Schwärmern chemotaktische Reizbewegungen auszulösen imstande sind.

Aus meinen Studien über die Chemotaxis der *Saprolegnia*-Zoosporen geht zur Genüge hervor, daß es bei weitem nicht allein die Phosphorsäure und ihre Salze sind, welchen eine chemotaktische Reizwirkung auf diese Schwärmsporen gebührt.

Die chemotaktische Wirkung des Fleischextraktes und der faulenden Tierleichen schreibt Stange[1]) bekanntlich nur ihrem Gehalt an Phosphaten zu. Er hat zwar auch eine größere Zahl organischer Verbindungen, darunter das Leucin[2]), auf ihre chemotaktische Wirkung hin geprüft, jedoch alle ohne Erfolg. Auf welche Ursache es zurückzuführen ist, daß Stange die ausgezeichnet chemotaktische Wirkung des Leucins mit seiner außerordentlich tiefen Reizschwelle vollkommen entgangen ist, vermag ich nicht anzugeben. Vermutlich hat er es mit sehr unempfindlichem Schwärmermaterial zu tun gehabt. Die Wahrscheinlichkeit hierfür ist nicht gering, da auch seine Reizschwellenwerte für die Phosphorsäure und ihre Salze erkennen lassen, daß er mit chemotaktisch inkonstantem Material gearbeitet hat.

Wenn Stange[3]) infolge seiner Befunde behaupten konnte, daß es nicht die zur Ernährung dieser Organismen notwendigen stickstoff- und kohlenstoffhaltigen, organischen Verbindungen seien, von denen die chemotaktische Reizwirkung ausgehe, so muß auf Grund der vorliegenden Studien genau die gegenteilige Behauptung ausgesprochen werden. Denn es bilden gerade die N- und C-haltigen Eiweißkörper (inkl. Enzyme) und ihre Spaltprodukte die vorzüglichsten Reizstoffe, für die parasitierenden resp. saprophytisch lebenden, also heterotrophen Saprolegniaceen.

Das gleiche gilt für die obengenannten, ebenfalls heterotrophen Chytridiaceen.

Ziehen wir die ungemein niedrigen Reizschwellenwerte für die Proteinstoffe, Enzyme, Albumosen usw. und ihre außerordentlich

1) Stange, a. a. O., Bot. Ztg., 1890, Bd. 48, S. 139.

2) Stange, a. a. O., S. 124.

3) Stange, a. a. O., S. 138, 139.

hohen Molekulargewichte in Betracht, so leuchtet ein, daß diesen Körpern bei Anwendung molekularer Lösungen bei weitem tiefere Reizschwellenwerte zukommen würden, als wie wir sie für die Phosphorsäure und ihre Salze ermittelt hatten, d. h. diesen hochmolekularen Verbindungen gebührt ein spezifisch höherer Reizwert als den genannten, anorganischen Salzen.

Aber nicht nur vom ernährungsphysiologischen Standpunkte aus, sondern auch aus rein physikalischen Gründen erweisen sich die sehr langsam diffundierenden und oft schwer löslichen Proteinstoffe und ihre Derivate für die Zoosporen der wasserbewohnenden Saprolegniaceen und Chytridiaceen als außerordentlich zweckmäßige Chemotaktika, denn das Konzentrationsgefälle erhält sich bei ihnen bedeutend länger als bei den sehr rasch diffundierenden Phosphaten. Die Beobachtungen legen davon Zeugnis ab.

Haben die Schwärmsporen vermöge ihrer topo-chemotaktischen Reizbewegungen die günstigsten Bedingungen zu ihrer Weiterentwicklung gefunden, so ist es für sie zweifellos von großem Vorteil, daß sie auch an dem Orte der optimalen Reizung zur Ruhe kommen. Dieser Reizwirkung, welche mit der Chemotaxis nichts zu tun hat, ist zuerst von Rothert[1]), der sie an den *Saprolegnia*-Zoosporen bei der Reizung durch Fleischextrakt nachwies, nähere Beachtung zuteil geworden; er bezeichnet sie mit Chemokinesis. Ich habe reichlich Gelegenheit gehabt, diese Erscheinung des vorzeitigen Zurruhekommens der Zoosporen nicht nur bei der Chemotaxis auf Fleischextrakt, sondern auch bei fast allen chemotaktischen Ansammlungen durch Proteinstoffe, Enzyme und die Eiweißderivate beobachten zu können. Die Abkürzung der normalen Schwärmdauer geht parallel mit der Konzentration des angewandten Chemotaktikums. So kommen die *Saprolegnia*-Zoosporen vor der Mündung einer Kapillare mit z. B. 1 proz. Pepsinlösung sofort zur Ruhe; aber auch mäßige und selbst schwache Konzentrationen guter Chemotaktika lassen die kinetischen Reizerscheinungen deutlich erkennen.

Die gleichen Beobachtungen bezüglich der Abkürzung der Schwärmdauer durch die Chemotaktika gelten für die untersuchten Chytridiaceen-Zoosporen. Die Frage, ob die deutlich gesteigerte Beweglichkeit der Zoosporen, wie ich sie sehr oft zu Beginn der chemotaktischen Ansammlungen habe wahrnehmen können, auch

1) Rothert, a. a. O., Flora, 1901, Bd. 88, S. 373, 374.

auf chemokinetische Reizwirkungen zurückzuführen seien, will ich hiermit nur ausgesprochen haben.

So viel ist aber gewiß, daß in unseren Fällen von den Reizstoffen außer der chemotaktischen zugleich eine die Bewegung der Zoosporen vorzeitig sistierende Reizwirkung ausgeht.

Zum Schluß dieser Betrachtungen will ich mich noch speziell dem *Rhiz. pollinis* zuwenden und zunächst die Frage nach der Infektion näher ins Auge fassen.

Die naheliegende Vermutung, daß man das eigentliche, gewöhnliche Substrat des Pilzes nicht in dem Pinuspollenstaub zu suchen habe, sondern in anderen pflanzlichen, vielleicht auch tierischen Zellen wurde schon von Zopf[1]) geäußert, da man die Keime des *Rhiz. pollinis* auch aus Gewässern isolieren kann, in deren Umgebung gar keine Koniferen zu finden sind. Diese Vermutung wurde von Zopf selbst durch seine Versuche zur Tatsache erhoben, denn er konstatierte, daß frische Pollenkörner von *Phlox*, *Tropaeolum majus*, *Helianthus annuus*, *Populus nigra* und *Amaryllis formosissima*, die er in eine mit *Rhiz. pollinis* infizierte Pinuspollenkultur einsäte, sehr reichlich von dem Parasiten befallen wurde. Ich habe die Infektionsversuche desgleichen mit Erfolg auf den Pollenstaub von *Phyllocactus* und verschiedener Gramineen ausgedehnt. Die Pollenkörner letzterer eignen sich aber nur schlecht als Substrat für den Parasiten, da ein großer Prozentsatz von ihnen bei der Berührung mit Wasser platzt.

Ähnliche Versuche hat Zopf mit Sporen von *Trichia* und *Lycopodium* angestellt, indessen mit negativem Erfolge. Ebenso scheiterten meine Bemühungen, *Rhiz. pollinis* auf Moossporen von *Funaria hygrometrica* zu kultivieren. Bringt man diese in einen schwärmerhaltigen Tropfen ein, so findet zwar sofort um die Sporen herum eine deutliche Ansammlung statt, die aber sehr bald wieder verschwindet. Gelegentlich kamen auch mehrere Schwärmer auf der Spore zur Ruhe, ohne sich jedoch zu entwickeln. Selbst nach mehreren Tagen vermochte ich nicht ein einziges Sporangium auf den Sporen nachzuweisen. Die Unmöglichkeit der Infektion ist höchstwahrscheinlich auf die Beschaffenheit der Exine der Moossporen zurückzuführen, welche dem Eindringen des feinen Keimschlauches des Parasiten unüberwindliche Schwierigkeiten entgegensetzt. Jedoch könnte die Ursache für das Ausbleiben der Infektion

1) W. Zopf, a. a. O., Über einige niedere Algenpilze usw., S. 13, 14.

auch in der unpassenden, stofflichen Beschaffenheit der Moossporen gegeben sein.

Da sich die Infektionsversuche Zopfs lediglich auf die Pollenzellen verschiedener Angiospermen-Familien beschränken, so habe ich mir die Frage vorgelegt, ob auch andere, beliebige, pflanzliche Zellen von dem Parasiten infiziert werden.

Zu diesem Zwecke brachte ich die feinen Wurzelhaare junger *Sinapis*-Keimlinge, ferner Algenfäden und Moosprotonema an die Oberfläche kräftig gedeihender *Rhizophidium*-Kulturen und prüfte alle 24 Stunden, ob eines der Objekte infiziert sei. Selbst nach 4 Tagen konnte ich an ihnen trotz sorgfältigster Durchmusterung nicht ein einziges volles oder entleertes Zoosporangium nachweisen. Das Resultat war also völlig negativ. Nun wiederholte ich die Versuche mit dem gleichen Material, das aber vorher durch mäßige Hitze (55° C.) resp. Äther getötet worden war. Nach schon 20 Stunden ergab die Untersuchung, daß die meisten Objekte, besonders die Wurzelhaare, infiziert waren. Im allgemeinen aber mußte die Infektion als schwach bezeichnet werden, auch die Größe der reifen Sporangien ließ im Verhältnis zu denen auf dem Pinuspollen sehr zu wünschen übrig. Diese Versuche lehren also, daß nur die toten Zellen der Wurzelhaare, Algen usw. der Infektion fähig sind, dagegen nicht die lebendigen.

Wir dürfen daraus den Schluß ziehen, daß dem Pilze als gewöhnliches Nährsubstrat abgestorbene Pflanzenzellen der verschiedensten Art dienen. *Rhiz. pollinis* ist also vorwiegend Saprophyt und nur gegebenenfalls Parasit.

Bei dem ausgesprochenen Sauerstoffbedürfnis der Zoosporen werden wir den eigentlichen Vegetationsort des Pilzes weniger auf dem Boden als vielmehr an der Oberfläche der Gewässer zu suchen haben. Die phototaktische Sensibilität der Zoosporen wird hierbei die aerotaktischen Bewegungen nicht unwesentlich unterstützen.

Daß die lebenden pflanzlichen Zellen mit Ausnahme der Pollenzellen nicht infiziert werden, muß vermutlich auch hier der Beschaffenheit der Membran und der zu geringen Menge der vom lebenden Protoplasten exosmotisch abgegebenen, chemotaktisch reizenden Substanzen zugeschrieben werden. Es werden also erst mit dem Tode dieser Zellen die für die Infektion erforderlichen Bedingungen hergestellt, mögen sie in einer physikalischen oder chemischen Veränderung der Membran oder in dem reichlicheren

Austritt der chemotaktisch reizenden Stoffe bestehen. Für diese Annahme spricht auch der Umstand, daß durch trockne Hitze getöteter Pinuspollenstaub eine unverhältnismäßig stärkere Infektion erleidet, als frische lebende Pollenkörner. Naturgemäß ist die Größe der Sporangien, die oft zu 10—15 Stück ein Pollenkorn befallen haben, sehr gering gegenüber den normalen Dimensionen.

Schon an früherer Stelle haben wir Gelegenheit gehabt, auf die dickwandigen, den Zoosporangien ähnlichen Dauersporen von *Rhiz. pollinis* hinzuweisen. Ohne Zweifel repräsentieren sie Formenzustände, die von dem Pilze in Ermangelung günstiger Bedingungen für sein vegetatives Stadium angenommen werden.

Als Faktor, der die Bildung von Dauersporen fördern könnte, wäre in erster Linie niedrige Temperatur zu nennen.

Zur Prüfung dieser Frage wurde eine frische, üppig gedeihende *Rhizophidium*-Kultur in zwei Hälften geteilt, wovon die eine an demselben Ort (bei 17 ° C.) belassen, während die andere in den Eisschrank bei 6 ° C. gestellt wurde. Nach ca. 30 Stunden war die Kultur bei 17 ° C. noch vollkommen normal und ohne jede Dauerspore, dagegen zeigten sich die Pinuspollenkörner der Kultur im Eisschrank fast ausschließlich mit dickwandigen Dauersporen besetzt. Wir sehen also, daß die Bildung von Dauersporen durch niedrige Temperaturen außerordentlich begünstigt wird. Ebenso wird sich auch in der Natur mit dem Eintritt der kälteren Jahreszeit die gleiche Tendenz geltend machen. Bringt man diese Kulturen nach erfolgter Dauersporenbildung wieder zurück in höhere Temperaturen (17 ° C.), so kann man nach 1 bis 2 Tagen konstatieren, daß die Dauersporen größtenteils verschwunden sind und sich in den vegetativen Zustand zurückverwandelt haben. Also stellen diese Dauersporen vorübergehende Formenzustände dar, die nach Maßgabe der Verhältnisse gebildet oder aufgehoben werden können.

Aber nicht nur äußere, sondern auch innere Faktoren können auf die Bildung von Dauersporen bestimmend einwirken. So muß die bei fortgesetzter Kultur immer deutlicher werdende Tendenz zur Bildung von Dauersporen auf innere Ursachen zurückgeführt werden, da augenscheinlich die äußeren Bedingungen für die vegetative Vermehrung die denkbar günstigsten sind. Offenbar ist es ein gewisses Bedürfnis nach Ruhe, das die Zoosporen infolge der durch die anhaltende, vegetative Vermehrung bedingten, zahl-

reichen Kernteilungsprozesse veranlaßt, in den Dauerzustand überzugehen.

Im Gegensatz zu *Rhiz. pollinis* sind — wie schon an anderer Stelle hervorgehoben — Dauersporen an *Rhiz. sphaerotheca* noch niemals beobachtet worden. Es erscheint nach meinen Ergebnissen an *Rhiz. pollinis* nicht ausgeschlossen, daß in diesem Fall die Bildung von Dauersporen gleichfalls durch niedrige Temperatur hervorgerufen werden kann. Leider habe ich der Prüfung dieser Frage aus Mangel an Material nicht nähertreten können.

Besonders bemerkenswert ist noch, daß die Zoosporen von *Rhiz. sphaerotheca* nicht nur gegen die nativen Proteinkörper, sondern auch gegen die Produkte ihrer regressiven Metamorphose außerordentlich empfindlich sind, die sich gegenüber den Zoosporen von *Rhiz. pollinis* völlig indifferent verhalten.

So vermochte ich in dem einer Rohkultur entstammenden Tropfen, der gleichzeitig Zoosporen von *Rhiz. pollinis* und *Rhiz. sphaerotheca* in reichlicher Menge enthielt, durch Einlegen einer Kapillare, die mit einer 0,1 proz. Peptonlösung beschickt war, eine Trennung der beiden Schwärmsporensorten zu erzielen. Denn die Zoosporen von *Rhiz. sphaerotheca* schwärmten massenhaft in die Kapillare ein, während die von *Rhiz. pollinis* durch die Anwesenheit des Peptons gar nicht beeinflußt wurden. Zum Zwecke von Reinkulturen kann dieses Verfahren gute Dienste leisten.

Wenn Zopf[1]) seinerzeit das *Rhiz. sphaerotheca*, welches ihm zuerst mit *Rhiz. pollinis* identisch zu sein schien, als spezifisch hinstellte, so ist nach meinen Befunden in reizphysiologischer Beziehung die Aufstellung dieser Spezies vollständig gerechtfertigt. — —

In einem vorstehenden Kapitel haben wir die physiologische Qualität der Chemotaxis der untersuchten Schwärmsporen als topistisch charakterisiert. Da, wie Pfeffer[2]) meint, die topochemotaktische Reizbarkeit für die Bewegung von Organismen nach bestimmten Zielen hin gewisse Vorteile und größere Sicherheit gewährt als die phobistische, so erscheint die Ausbildung der topotaktischen Reizbarkeit der parasitischen resp. saprophytischen Pilzschwärmsporen durchaus vorteilhaft. Denn dadurch, daß die Zoosporen die Richtung des stärksten Reizes wahrzunehmen ver-

1) W. Zopf, a. a. O., Über einige niedere Algenpilze, S. 16, 17.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1904, II. Bd., S. 759.

mögen, so werden sie nach dem Ort der optimalsten Lebensbedingungen geleitet, d. h. zu ihrem Nährsubstrat.

Aus Kapitel III entnehmen wir folgende wichtige Resultate: Die Zoosporen von *Rhiz. pollinis* sind nur durch genuine Proteinkörper, die Schwärmsporen von *Rhiz. sphaerotheca, Pseudolpidium Saprolegniae* und *Saprolegnia* sowohl durch genuine Proteinkörper als durch die Produkte der regressiven Eiweißmetamorphose chemotaktisch reizbar, die *Saprolegnia*-Schwärmer außerdem noch durch die Phosphat-Ionen.

Ziehen wir nun in Betracht, daß für die Spermatozoiden aller untersuchten Farne die Äpfelsäure, für diejenigen der Laubmoose Rohrzucker das spezifische Reizmittel darstellt, und nach den Resultaten Lidforss' den Proteinkörpern die Rolle der spezifischen Chemotaktika für die Lebermoos-Spermatozoiden zuzufallen scheint, so dürfen wir wohl berechtigt sein, anzunehmen, daß auch die Zoosporen aller übrigen Chytridineen[1]) und Saprolegnieen[2]) — oder wenigstens sehr vieler — durch Proteinstoffe resp. ihre Derivate chemotaktisch gereizt werden.

Ich denke vor allem an die Zoosporen der Olpidiaceen, von denen sehr viele Vertreter in den Zellen von Süßwasseralgen parasitieren, aber auch einige in den Parenchymzellen von Landpflanzen leben, z. B. *Olpidium Brassicae* in Kohlkeimlingen. Ferner vermute ich, daß auch die Schwärmzellen vieler Synchytriaceen[3]), speziell die von *Synchytrium Taraxaci*, dem Parasiten von *Taraxacum officinale*, durch Proteinkörper chemotaktisch gereizt werden. Für die zur gleichen Familie gehörigen Gattungen *Rozella* und *Woronina*, die auf Saprolegniaceen leben, hatten wir bereits die große Wahrscheinlichkeit des gleichen reizphysiologischen Verhaltens betont. Dasselbe gilt für die Rhizidiaceen-Zoosporen, von denen zwei Vertreter zur Untersuchung gelangten.

1) Vgl. A. Engler u. K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien usw., I. Teil, 1. Abtlg., 1897, S. 64.

2) Vgl. A. Engler u. K. Prantl, a. a. O., S. 93.

3) Vgl. S. Kusano, A contribution to the cytology of *Synchytrium* and its hosts, The Bulletin of the College of Agriculture, Tokyo, Imperial University, Vol. VIII, No. 2, 1909, S. 84, wo gezeigt ist, daß Auszüge der Wirtspflanze von *Synchytrium Puerariae* und *Synchytrium decipiens* auf die Schwärmsporen dieser Synchytrien chemotaktisch wirken.

Endlich möchte ich noch die Vermutung äußern, daß wahrscheinlich auch die Schwärmer — und vielleicht auch die Spermatozoiden — der Monoblephorideen[1]), einer den Saprolegnieen sehr nahestehenden Familie, durch eine Chemotaxis auf Proteinkörper und ihre Derivate ausgezeichnet sind.

Die Zoosporen von *Achlya* und *Aphanomyces* wurden in den wesentlichsten Punkten auf ihr chemotaktisches Verhalten hin geprüft. Soweit in dieser Richtung meine orientierenden Versuche reichen, habe ich keine prinzipiellen Abweichungen zu konstatieren vermocht. Nur muß ich hervorheben, daß die zu Gebote stehenden *Achlya*-Zoosporen — auch in jungem Stadium — sich bei weitem weniger chemotaktisch empfindlich zeigten, als die Zoosporen der *Saprolegnia mixta*. Diese geringere Reizempfindlichkeit trat besonders deutlich gegenüber den Phosphat-Ionen zutage. Die Zoosporen von *Aphanomyces* dagegen ließen die gleich hohe Reizempfindlichkeit wie die *Saprolegnia mixta*-Schwärmsporen erkennen.

Kapitel XV. Zusammenfassung der Hauptresultate.

Den vorliegenden Untersuchungen entnehmen wir folgende, wichtigere Punkte:

1. Die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* werden allein durch die genuinen Proteinkörper zu chemotaktischen Reizbewegungen veranlaßt. Für die Schwärmsporen von *Rhizophidium sphaerotheca*, *Pseudolpidium Saprolegniae* und *Saprolegnia mixta* sind dagegen nicht nur die genuinen Eiweißstoffe, sondern auch die Produkte der regressiven Eiweißmetamorphose und verwandte N-haltige Verbindungen ausgezeichnete Reizstoffe. Auf die *Saprolegnia*-Zoosporen üben außerdem noch einen chemotaktischen Reiz die Phosphat-Ionen aus, gegen die sich die übrigen untersuchten Zoosporen indifferent verhielten.
2. Die Chemotaktika lösen bei den Zoosporen einen „räumlich orientierenden" Reiz aus. Die Reaktion ist also ihrer physiologischen Qualität nach topo-taktisch.

1) Vgl. A. Engler u. K. Prantl, a. a. O., S. 106.

3. Die Chytridiaceen- und Saprolegniaceen-Zoosporen scheinen keine osmotaktische Reizbarkeit zu besitzen.
4. Die freien Säuren und Alkalien wirken vermöge ihrer abdissoziierten $H^{\cdot}$- resp. OH'-Ionen nur negativ chemotaktisch. Die Stärke der Repulsion geht parallel mit dem Grade der Dissoziation. Bei entsprechender Steigerung der Konzentration eines positiv wirkenden Chemotaktikums schlägt die Reaktion in eine negativ chemotaktische um. Der Reiz wird in beiden Fällen in negativ topo-taktischer Weise beantwortet. Die Reizwirkungen der $H^{\cdot}$- und OH'-Ionen verhalten sich auf die *Rhizophidium pollinis*-Zoosporen ungefähr wie 2 : 1 und auf die *Saprolegnia mixta*-Zoosporen wie 1 : 1.
5. Die Schwermetall-Ionen verhalten sich in chemotaktischer Beziehung indifferent. Sehr wahrscheinlich sind also die Zoosporen nicht mit der Fähigkeit ausgestattet, durch die Schwermetall-Ionen gereizt zu werden.
6. Die Reizunterschiedsschwelle beträgt für die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* 30, für die von *Rhizophidium sphaerotheca* und *Pseudolpidium Saprolegniae* 15 und für die Zoosporen von *Saprolegnia mixta* in bezug auf die genuinen Proteinkörper und ihre Derivate 5. Dagegen ist zur Erzielung der Reizunterschiedsschwelle bezüglich der Phosphat-Ionen eine 50-fache Steigerung des Reizstoffes nötig.
7. Die Proteinkörper (inkl. ihrer Derivate) und die Phosphat-Ionen üben auf die *Saprolegnia*-Zoosporen zwei, voneinander unabhängige, spezifische Reize aus.
8. Die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* sind sehr empfindlich gegen giftige Bestandteile der Atmosphäre. Sie lassen bei andauernder Kultur trotz günstigster Bedingungen eine Abnahme ihrer chemotaktischen Reizempfindlichkeit erkennen. Desgleichen wirken Temperaturen unterhalb und oberhalb des Optimums abstumpfend auf die chemotaktische Sensibilität ein, besonders bei den *Saprolegnia*-Zoosporen.
9. Die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* und *Rhizophidium sphaerotheca* sind außerordentlich empfindlich gegen Sauerstoffmangel.
10. Die chemotaktische Empfindlichkeit läßt sich bei den Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* wohl durch Äther und

Alkohol aufheben, nicht aber durch Chloroform. Dagegen tritt bei den Zoosporen von *Rhizophidium sphaerotheca* die Aufhebung der chemotaktischen Sensibilität sowohl durch Äther als durch Chloroform früher ein, als die Sistierung der Ortsbewegung. Die Zoosporen von *Rhizophidium sphaerotheca* sind für die Anästhese außerordentlich empfänglich, da sich schon durch 0,003 Mol Chloroform (= 5 % C.-W.) und 0,042 Mol (= 5 % Ä.-W.) Äther völlige Aufhebung der chemotaktischen Empfindlichkeit erzielen läßt. — Außer den Narcotica wirken auch Elektrolyte schon in sehr schwacher Konzentration auf die Reizempfindlichkeit stark abstumpfend, die Nichtelektrolyte dagegen erst in höherer Konzentration.

11. Die Zoosporen von *Rhizophidium pollinis* sind zu phototaktischen Reizbewegungen befähigt; allerdings ist diese Eigenschaft nicht sehr konstant.

12. Die Bildung von Dauersporen wird bei *Rhizophidium pollinis* durch niedrige Temperaturen gefördert. Das eigentliche Nährsubstrat des Pilzes ist weniger in Pollenzellen, als vielmehr in beliebigen, abgestorbenen pflanzlichen und vielleicht auch tierischen Zellen zu suchen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es drängt mich, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat Prof. Dr. Pfeffer für die Anregung zu dieser Arbeit und für die wohlwollende Unterstützung, die er mir ständig hat zuteil werden lassen, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso fühle ich mich zu Dank verpflichtet Herrn Dr. Gießler und Herrn Professor Dr. Miehe.

Physiologische und morphologische Untersuchungen über das Verblühen.

Von

Hermann Wacker.

Mit Tafel IV—VI und 5 Textfiguren.

Während die Blütenbiologie sich aufs eingehendste mit den Vorgängen in der Blüte bis zur Bestäubung der Narbe beschäftigt und auf diesem Gebiete die glänzendsten Resultate erzielt hat, finden wir über das weitere Schicksal der einzelnen Blütenteile mit Ausnahme des befruchteten Ovariums nur wenig Angaben. Die meisten Forscher begnügen sich mit der kurzen Bemerkung, daß mit der Befruchtung die Funktion der Krone als Schauapparat und Anlockungsmittel für die Bestäuber erfüllt ist und infolgedessen die Blumen- und Staubblätter auf irgendwelche Art absterben; eine genauere Verfolgung der Verblüherscheinungen wird nicht unternommen. Gärtner[1]) ist der erste, der auf diese Vorgänge aufmerksam macht. Er führt an der Hand von Beispielen aus, daß je nach Art der Pflanzen Kelch und Krone verschiedene Dauer und ein sehr abweichendes Verhalten zeigen, so jedoch daß in den einzelnen Familien meist Übereinstimmung herrscht. Über den Einfluß der Befruchtung schreibt Gärtner, daß allgemein die Blumen, wenn sie nicht befruchtet sind, länger dauern, was er die absolute Dauer der Korolle nennt, daneben hat er aber auch Abweichungen beobachtet, in denen bei manchen Pflanzen die Krone ganz dasselbe Verhalten zeigt, mögen die Blüten befruchtet sein oder nicht (*Potentilla argentea*, *nepalensis* u. a., mehrere Kaktusarten usw.).

1) Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse. Stuttgart 1844.

Zahlreiche Angaben über das Abblühen finden wir bei Hansgirg[1]), er führt die verschiedenen Formen des Verfalls kurz an unter Aufzählung einer großen Anzahl von Beispielen, ohne jedoch die einzelnen Vorgänge näher zu beschreiben.

Sehr interessante Aufschlüsse liefert uns die erst im Laufe unserer Untersuchungen erschienene Arbeit Fittings[2]) über: „Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände." Der Autor machte Bestäubungsversuche mit arteigenem Pollen, mit abgetötetem arteigenem und mit fremdem Pollen, mit Flußsand, Speichel, er verletzte die Narbenfläche und fand stets, daß bei den „dazu geeigneten" Blüten eine Abkürzung der Blütendauer eintrat. Nur im ersten Falle, bei der Bestäubung mit arteigenem Pollen, schwillt der Fruchtknoten an, während in den anderen Fällen die Wirkung sich nur auf das Perianth erstreckte. Merkwürdig ist auch die Tatsache, daß bei *Phalaenopsis amabilis* Durchschneidung des Gynostemiums keinen Einfluß auf die Blütendauer ausübt, dagegen eine Verwundung der Narbenfläche sie ebenso abkürzt wie die Bestäubung. Der Reiz ging also nur von der Narbe aus, Fitting spricht von einer „Gehirnfunktion" der Narbe. Daß diese nur für die untersuchten Orchideenblüten gültigen Tatsachen nicht verallgemeinert werden können, ist ohne weiteres klar, der Autor selbst sagt: „daß die verschiedenen, durch die Bestäubung induzierten Veränderungen nicht bei den Blüten aller Arten zusammen vorkommen; vielmehr ist gerade die größte Mannigfaltigkeit der Kombinationen in dieser Hinsicht Regel. Bald fehlt dieser, bald fehlt jener Prozeß. Selbst innerhalb einer und derselben Gattung machen sich die denkbar größten Verschiedenheiten geltend, so daß Rückschlüsse von einer Spezies auf eine andere ganz ausgeschlossen sind."

Die im nachfolgenden niedergelegte Arbeit war nun erstens auf die Fortsetzung der Beobachtungen Gärtners über den Einfluß der Befruchtung bezw. Bestäubung auf den Vorgang des Verblühens gerichtet. Sodann aber und vor allem handelte es sich darum, durch vergleichende Untersuchung Einblicke in die große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen des Verblühens zu gewinnen und diese soweit als möglich übersichtlich zu ordnen. Von vornherein wurde

---

1) A. Hansgirg, Physiologische und phycophytologische Untersuch. Prag 1893.

2) H. Fitting, Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Botan., 1. Jahrg., 1. Heft 1909.

vermutet, daß sie in manchen Fällen nicht auf bloßem Verfall beruhen, sondern daß dem Absterben teilweise aktives Wachstum vorausgehe — eine Vermutung, die von der Untersuchung völlig bestätigt wurde. Im ganzen jedoch gehören alle diese Prozesse in das große Gebiet der Nekrose von Organen, ein Gebiet, aus dem zwar zahlreiche Angaben vorliegen, das aber im allgemeinen doch nicht in dem Maße beobachtet worden ist, wie es zu sein verdient.

Vorausgeschickt soll hier gleich werden, daß unsere physiologische Beobachtungen an sämtlichen Pflanzen mit wenig Ausnahmen im Freien, im hiesigen botanischen Garten unter den normalen Lebensbedingungen gemacht wurden.

Monocotyleae.

Liliaceae.

Bei den Blüten dieser Familie sind wie bekannt die beiden Perianthkreise perigonartig ausgebildet, es können also Unterschiede im Verhalten von Kelch und Krone hier nicht vorkommen, dagegen bieten die bei den einzelnen Gattungen verschieden weit gehenden Verwachsungsverhältnisse der Perianthkreise die Hauptursache ihrer sehr abweichenden späteren Schicksale. Danach haben wir folgende Einteilung:

1. Abfallen der Perigonblätter als Abschluß des Verblühens.
2. Langsames Absterben und Vertrocknen der Perigonblätter am Fruchtknoten.
   a) Späteres Ablösen durch den wachsenden Fruchtknoten.
   b) Gänzliches Vertrocknen des Perigons am Fruchtknoten bis zur Fruchtreife ohne Ablösung.
3. Vergrünen des Perigons.

1. Abfallen der Perigonblätter als Abschluß des Verblühens. Von den beobachteten Gattungen gehören hierher: *Tulipa*, *Fritillaria*, *Lilium*, *Uvularia*, *Erythronium*, *Hemerocallis*.

Tulipa silvestris.

Die periodisch sich öffnenden und schließenden Blüten von *Tulipa* sind gegen Temperaturschwankungen und Witterungseinflüsse sehr empfindlich (vgl. Pfeffer, Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten). Bei trüber, kühler Witterung bleiben die

Blüten geschlossen, deshalb ist auch die Blütendauer verschieden. Das Schließvermögen der Perigonblätter ist begrenzt, was aus folgendem Versuche ersichtlich ist: Entfernen wir alle Blütenteile bis auf ein Perigonblatt, so führt dieses nur die normale Schließbewegung aus, ohne sie etwa weiter fortzusetzen oder gar noch eine Krümmungsbewegung auszuführen. Mit Rücksicht auf später zu besprechende Dinge ist dies wohl zu beachten. Der langsame Verfall der Perigonblätter zeigt sich drei bis vier Tage nach dem Aufblühen an durch Einschrumpfen der Seitenränder; auch schließt sich die Blüte über Nacht nicht mehr vollkommen. Diese Verblüherscheinungen nehmen mehr und mehr zu, und nach ungefähr acht bis zehn Tagen fallen die Perigonblätter mit verschiedenen Intervallen in ziemlich verschrumpftem Zustande ab. Mit ihnen oder etwas später lösen sich auch die Staubfäden los. Bemerkenswert ist, daß die Perigonblätter sich bei Beginn des Verblühens nicht schließen, sie führen zwar infolge des Einschrumpfens eine Schließbewegung aus, die aber keine aktive ist.

Lilium chalcedonicum.

Nachdem die Blüte sich geöffnet hat, verändern die Perigonblätter ihre Lage und Gestalt nicht mehr bis zum Welken. Die Antheren öffnen sich während des Aufblühens der Blüte. Am dritten Tage nach dem Öffnen zeigt der Griffel eine leichte Krümmung nach außen, die sich verstärkt und am Abend desselben Tages befindet sich die Narbe in gleicher Höhe mit den Antheren, in günstigem Falle eine derselben berührend. Am sechsten Tage steht die Narbe außerhalb des etwas enger gewordenen Staubblattkreises und am nächsten Morgen ist den Perigonblättern der Verfall anzusehen, die Farbe wird trüber und nach weiteren zwei Tagen lösen sie sich los, nur an der Spitze etwas eingeschrumpft. Fast zu gleicher Zeit fallen auch die Staubfäden ab. Der Griffel bleibt zunächst noch erhalten. Es konnten nur drei Blüten beobachtet werden, von denen keine befruchtet wurde. Ob nun im Falle der Befruchtung die Perigonblätter früher abgestorben wären, läßt sich nicht sagen.

Lilium Martagon zeigt im großen und ganzen ähnliches Verhalten; eine geringe Abweichung bieten *L. bulbiferum* und *L. candidum* dadurch, daß die Perigonblätter bei dem langsamen Abblühen sich etwas schließen.

Für die Gattung *Fritillaria* gilt dasselbe, nur vertrocknen hier die Perigonblätter vor dem Abfallen fast vollständig, was besonders bei *F. Meleagris* der Fall ist, hier sind zudem die Blüten einige Tage vorher schon gänzlich geschlossen. Auch tritt die Stelle der Ablösung am Grunde des Perigons als eine helle Linie deutlich hervor.

Alle diese Blüten sind gegen Witterungseinflüsse wenig empfindlich, nur die Blütendauer wird durch kühles Wetter oder Regen verlängert, sonst aber tritt keine Änderung in ihrem Blühverlauf ein.

Erythronium dens canis.

Das Aufblühen der periodisch sich öffnenden und schließenden Blüten erfolgt mit aufgehender Sonne, das Schließen beginnt gegen 6 Uhr abends und zwar sind die drei inneren Perigonblätter immer schon halb geschlossen, ehe die drei äußeren mit der Schließbewegung anfangen. Bei Regen schließen sich die Blüten ebenfalls und dabei kommt das verschieden schnelle Schließen der inneren und äußeren Perigonblätter am deutlichsten zum Ausdruck. Es wurde nämlich beobachtet, daß um 2 Uhr nachm. die drei inneren Blumenblätter schon halb geschlossen waren, während bei den drei äußeren erst um 6 Uhr abends eine Schließbewegung wahrnehmbar war. Demnach wohnt den inneren Perigonblättern auch eine stärkere Empfindlichkeit gegen Witterungseinflüsse inne. Nach dem fünften bis sechsten Tage ihres Aufblühens schließt sich die Blüte für immer und die Perigonblätter vertrocknen von der Spitze an langsam. Nach weiteren sechs bis acht Tagen fallen Perigonblätter und Staubfäden fast ganz vertrocknet ab, nur der Griffel bleibt noch einige Zeit am Fruchtknoten sitzen.

Hemerocallis fulva.

Die Blüten öffnen sich bei schönem warmem Wetter mit Sonnenaufgang und blühen nur einen Tag. Die Schließbewegung der Perigonblätter beginnt ungefähr um 7 Uhr abends, ist gegen 10 Uhr halb und gegen 12 Uhr nachts ganz vollendet. Bei der geschlossenen Blüte sind die Staubfäden und der Griffel von den inneren Perigonblättern und diese wieder von den drei äußeren eingeschlossen. Die Narbe ist an der Spitze noch sichtbar. Am anderen Morgen gleicht die geschlossene Blüte fast genau der aufgehenden Knospe, es sind nur noch die drei äußeren Perigonblätter zu sehen, diese zeigen in der Mitte eine Einbuchtung und eine

schwache Rechtsdrehung, die sich tagsüber noch verstärkt, dabei vertrocknet die geschlossene gedrehte Knospe und nach vier bis fünf Tagen fällt die ganze Blüte samt Fruchtknoten dicht an der Ansatzstelle des letzteren ab. Bekanntlich setzt diese Art bei uns niemals Samen an (Kubart u. a.). Die Perigonblätter werden, ehe sie vertrocknen, weich und fühlen sich durch Austreten des Zellsaftes auf der Innenseite glitschig an.

Um das Verhalten der Perigonblätter beim Schließen genauer festzustellen, wurden einige Versuche gemacht. Entfernt man an

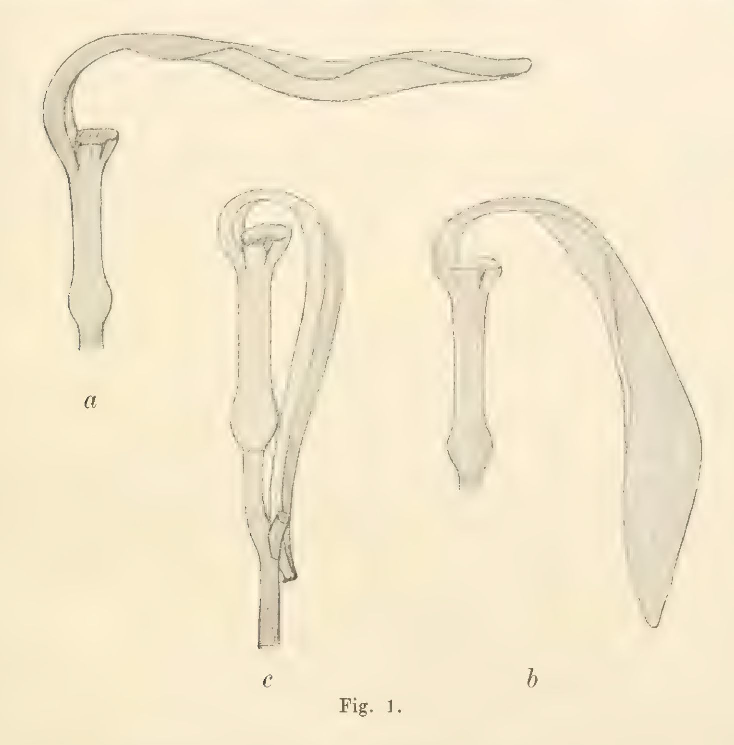


Fig. 1.

einer sich schließenden Blüte alle Blütenteile bis auf ein äußeres Perigonblatt, so krümmt sich dieses, nachdem die normale Schließbewegung ausgeführt ist, in der ursprünglichen Richtung noch weiter, bis es endlich mit der Innenseite an der gegenüberliegenden Seite der Perigonröhre anliegt. Die Spitze des Perigonblattes beschreibt also noch nachträglich einen Bogen von 180°, die Figuren 1 *a*, *b*, *c* zeigen einige Stadien dieser unverhältnismäßig starken Krümmung. Daraus ergibt sich, daß bei diesen Blüten die sich schließenden Perigonblätter einander Widerstand leisten und daß

in der geschlossenen Blüte noch längere Zeit eine gewisse Spannung herrscht. Dies erläutert folgender Versuch noch weiter: An einer Blüte, die sich abends geschlossen hat, werden am nächsten Morgen wiederum alle Blütenteile bis auf ein äußeres Perigonblatt entfernt; sofort krümmt sich nun das stehengebliebene Organ in seiner anfänglichen Schließungsebene weiter und nach 5 Minuten hat die Spitze schon einen Bogen von über 90° beschrieben. Die Bewegung geht dann langsam weiter in der schon angegebenen Weise.

Um die Ursache dieser nachträglichen Krümmung näher festzustellen, wurden Messungen ausgeführt mit einem Horizontalmikroskop in der Art, wie sie Pfeffer angestellt hat in seinen „Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten". Die Vergrößerung des Horizontalmikroskops gestattete noch Strecken zu messen von 2,5 mm, ein Teilstrich entspricht 0,02 mm. Die Messungen wurden sämtlich an abgeschnittenen, in Wasser gestellten Blüten vorgenommen, nachdem vorher geprüft worden war, daß die Experimente bei diesen genau so verliefen wie im Freien.

Messung I.

Gemessen wurde nur auf der Außenseite der drei äußeren Perigonblätter einer normal sich schließenden Blüte und zwar jedes Blatt an drei so genau als möglich einander entsprechenden Stellen. Die Marken a sind ungefähr ½ cm über dem Teilpunkt der Blumenblätter, die Marken b in der Mitte und die Marken c 1 cm von der Spitze derselben entfernt angebracht.

Erstes Perigonblatt.

	Marken a		Marken b		Marken c	
	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.
19. Juli 4^{30} nachm.	93		73		77	
20. „ 9^{00} morg.	109	16	79	6	82	5
21. „ 9^{00} „	108		78		81	
22. „ 9^{00} „	106		75		78	

Auf der Strecke a haben wir eine Zunahme von 16 Teilstrichen oder 0,32 mm auf eine gemessene Entfernung von 93 Teilstrichen oder 1,86 mm (= 17,2 %).

Auf der Strecke b eine Zunahme von 6 Teilstrichen oder 8,2 % und auf der Strecke c eine Zunahme von 5 Teilstrichen oder 6,4 %.

Zweites Perigonblatt.

	Marken a		Marken b		Marken c	
	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.
19. Juli 4^{40} nachm.	72		82		98	
20. „ 9^{10} morg.	87	15	91	9	105	7
21. „ 9^{10} „	86		90		103	
22. „ 9^{10} „	84		88		102	

Auf der Strecke a eine Zunahme von 15 Teilstrichen oder 20,8 %,
„ „ „ b „ „ „ 9 „ „ 10,8 %,
„ „ „ c „ „ „ 7 „ „ 7,1 %.

Drittes Perigonblatt.

	Marken a		Marken b		Marken c	
	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.
19. Juli 4^{45} nachm.	88		83		103	
20. „ 9^{20} morg.	104	16	91	8	109	6
21. „ 9^{20} „	104		90		107	
22. „ 9^{20} „	103		87		106	

Auf der Strecke a eine Zunahme von 16 Teilstrichen oder 18,1 %,
„ „ „ b „ „ „ 8 „ „ 9,6 %,
„ „ „ c „ „ „ 6 „ „ 5,8 %.

Die erhaltenen Resultate stimmen bei allen drei Perigonblättern ziemlich genau überein; es geht daraus hervor, daß an der Basis des Perigonblattes die stärkste Längenzunahme herrscht, während sie in der Mitte nur noch halb so groß ist und gegen die Spitze zu immer mehr abnimmt. Am dritten und noch mehr am vierten Tage, an denen die Messungen fortgesetzt wurden, waren die Perigonblätter schon eingetrocknet, trotzdem ergaben sie nur eine geringe Abnahme, ein Beweis dafür, daß die starke Verlängerung nicht mehr rückgängig gemacht wird, daß sie also eine dauernde ist.

Messung II.

Eine Blüte, an der kurz vor der ersten Messung alle Blütenteile bis auf ein äußeres Perigonblatt entfernt wurden. Gemessen wurde wieder ungefähr an denselben drei Stellen wie bei Messung I und diesmal sowohl auf der Außen- wie Innenseite des Perigonblattes, auf beiden Seiten wurden die Marken einander möglichst entsprechend angebracht (s. umstehende Fig. 2*a*—*d*).

Äußeres Perigonblatt.

Außenseite:

	Marken a Teilstr.	Marken b Teilstr.	Marken c Teilstr.
20. Juli 4^{30} nachm.	78	90	100
21. „ 8^{00} morg.	103	104	110

Auf der Strecke a eine Zunahme von 25 Teilstrichen oder 32,0 %,
„ „ „ b „ „ „ 14 „ „ 15,5 %,
„ „ „ c „ „ „ 10 „ „ 10,0 %.

Innenseite:

	Marken a_i Teilstr.	Marken b_i Teilstr.	Marken c_i Teilstr.
20. Juli 4^{35} nachm.	81	82	99
21. „ 8^{00} morg.	91	90	104

Auf der Strecke a_i eine Zunahme von 10 Teilstrichen oder 12,3 %,
„ „ „ b_i „ „ „ 8 „ „ 9,7 %,
„ „ „ c_i „ „ „ 5 „ „ 5,1 %.

Messung III.

Eine Blüte, an der alle Blütenteile bis auf ein inneres Perigonblatt entfernt wurden. Das übrige genau so wie bei Messung II.

Inneres Perigonblatt.

Außenseite:

	Marken a Teilstr.	Marken b Teilstr.	Marken c Teilstr.
20. Juli 4^{45} nachm.	91	85	84
21. „ 8^{20} morg.	113	96	92

Da das Perigonblatt rasch verfiel, so waren die noch weiterhin ausgeführten Messungen nicht mehr genau, brauchen deshalb also nicht angeführt zu werden. Wir haben:

Auf der Strecke a eine Zunahme von 22 Teilstrichen oder 24,1 %,
„ „ „ b „ „ „ 11 „ „ 12,9 %,
„ „ „ c „ „ „ 8 „ „ 9,5 %.

Innenseite:

	Marken a_i Teilstr.	Marken b_i Teilstr.	Marken c_i Teilstr.
20. Juli 4^{50} nachm.	55	68	64
21. „ 8^{30} morg.	61	74	68

Auf	der	Strecke	a_i	eine	Zunahme	von	6	Teilstrichen oder	10,9 %,
„	„	„	b_i	„	„	„	6	„ „	8,8 %,
„	„	„	c_i	„	„	„	4	„ „	6,2 %.

Jede dieser drei verschiedenen Messungen wurde oftmals wiederholt und zwar immer mit denselben übereinstimmenden Ergebnissen.

Vergleichen wir nun die Resultate miteinander, so ergibt sich aus I und II ohne weiteres, daß bei dem isolierten Perigonblatt die Längenzunahme, besonders an der Basis, eine bedeutend größere ist. Als Ursache dieser Erscheinung ist offenbar der Widerstand, den die Perigonblätter bei der sich schließenden Blüte aufeinander ausüben, zu betrachten. Aus II und III folgt, daß nicht nur die Außenseite sich verlängert, sondern daß dieser Verlängerung eine wenn auch nicht so große Längenzunahme der Innenseite entspricht; ferner folgt aus II und III noch, daß die äußeren Perigonblätter sich stärker verlängern als die inneren, das Schließ- und Krümmungsvermögen der ersteren also kräftiger ist, eine Tatsache, die sich übrigens schon bei der Beobachtung mit dem bloßen Auge ergibt. Durch die größere Längenzunahme der Außenseite erklärt sich die starke Krümmung und zwar ist die Stelle der größten Zunahme, die Basis des Perigonblattes, auch der Ort der stärksten Krümmung, wie an der Fig. 2 *a – d* deutlich zu sehen ist.

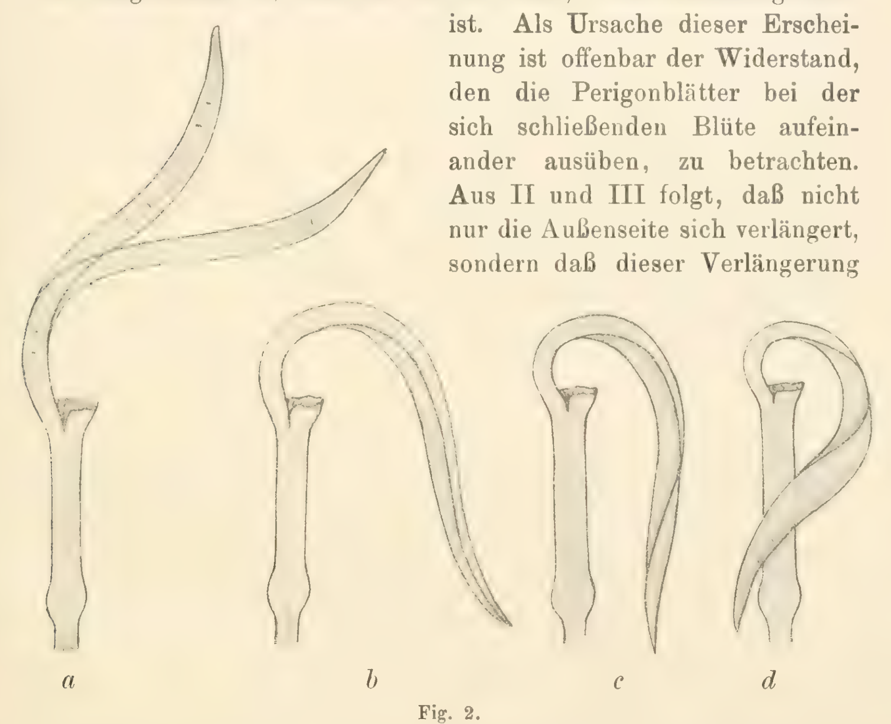


Fig. 2.

Hier ist auch der Unterschied zwischen der Zunahme auf der Außen- und Innenseite am größten. Da nun unter normalen Verhältnissen das Bestreben der Perigonblätter, sich zu krümmen, gehemmt wird, so entsteht in der sich schließenden Blüte zwischen den einzelnen Blumenblättern eine beträchtliche Spannung. Aus den sämtlichen Messungen geht nun klar hervor, daß alle diese Vorgänge aktiver Natur sind und auf Wachstum beruhen.

2. Langsames Absterben und Vertrocknen der Perigonblätter am Fruchtknoten.

a) Späteres Ablösen durch den wachsenden Fruchtknoten. Hierher gehören die Gattungen: *Agapanthus*, *Asphodelus*, *Convallaria*, *Polygonatum*, *Muscari*.

Agapanthus umbellatus.

Da bei dieser Pflanze das Blühen und Verblühen Vorgänge sind, die allmählich ineinander übergehen, so wollen wir den ganzen Blühverlauf wiedergeben.

18. Sept. 8^{00} morg. Die Perigonblätter beginnen sich zu öffnen. 11^{00} morg. springen die Antheren auf, obgleich die Blüte noch nicht vollständig entfaltet ist. Von 2 Uhr ab stäuben die Antheren, der Griffel ist noch kurz, er steckt zwischen den Filamenten verborgen, die Narbe befindet sich ungefähr 5 mm von den Antheren der drei kürzeren Staubfäden entfernt, sie ist noch nicht empfängnisfähig, die Blüte ist also protandrisch.

19. Sept. 8^{00} morg. Die Antheren haben verstäubt, der Griffel ist etwas länger geworden, aber noch gerade gestreckt. 3^{30} nachm. Der Griffel krümmt sich aufwärts an der Spitze.

20. Sept. 8^{00} morg. Die Perigonblätter sind an diesem Tage am weitesten entfaltet. 2^{00} nachm. Der Griffel hat sich jetzt an der Spitze soweit nach oben gekrümmt und dabei so verlängert, daß die Narbe in der Mitte der Blütenöffnung etwas hinter den Antheren der drei kürzeren Staubfäden steht.

21. Sept. Der Griffel hat sich noch wenig aufwärts gekrümmt, die Blüte ist gleich weit geöffnet und die Narbe jetzt empfängnisfähig; es beginnt das weibliche Stadium der Blüte.

22. Sept. Die Antheren sind braun, die Filamente sinken langsam abwärts, um 2 Uhr nachm. hat sich der noch etwas nach oben gebogene Griffel ebenfalls gesenkt, so daß die Narbe unterhalb

der Mitte des Blüteneinganges steht. Der höchste Vigor der Blüte ist überschritten und der langsame Verfall beginnt.

23. Sept. 8^{00} morg. Die Perigonblätter haben die Schließbewegung begonnen und setzen sie den Tag über fort, die Staubfäden sinken auf die Perigonblätter herab.

24. Sept. 8^{00} morg. Die Blüte ist fast geschlossen. Die Staubfäden sind zum Teil zwischen den Perigonzipfeln hindurch abwärts gesunken, doch besteht hierin keine Regelmäßigkeit.

In den nächsten zwei Tagen geht die Schließbewegung der Perigonblätter langsam weiter. Am

27. Sept. beginnen die Perigonblattzipfel sich rötlich zu färben, ein Vorgang, der sich bis zur Basis fortsetzt, und am 5. Oktober ist die ganze Blüte violett gefärbt. Währenddessen haben sich die Perigonblätter vollständig geschlossen und an der Spitze beginnt schon das Absterben. Die Degeneration ist so stark, daß das Perigon endlich wie ein dünnes Häutchen aussieht und den indessen herangewachsenen Fruchtknoten überzieht. Durch dessen stärkeres Wachstum erhält zunächst die vertrocknete Perigonröhre einen Längsriß und endlich löst sie sich an der Ansatzstelle ganz ab und wird vom Fruchtknoten in die Höhe gehoben.

Asphodelus luteus.

Die Blüten sind nur einen Tag geöffnet, beim Schließen der Perigonblätter neigen sie sich sehr bald nach unten, kleben zusammen und vertrocknen rasch. Das Perigon wird dann später durch den wachsenden Fruchtknoten als dünnes Häutchen abgelöst und in die Höhe gehoben; manchmal bleibt es noch lange Zeit auf dem Fruchtknoten sitzen.

Convallaria majalis.

Bei den Blüten dieser Art wird das Perigon erst ein bis zwei Monate nach dem Blühen vom Fruchtknoten abgerissen, bei manchen Früchten sieht man auch da noch einige Überbleibsel des Perigons daran kleben.

Schneller wird das Perigon abgelöst bei *Muscari* und *Polygonatum*, bei *Muscari racemosum* schon nach drei Wochen.

b) Gänzliches Vertrocknen des Perigons am Fruchtknoten bis zur Fruchtreife ohne Ablösung.

Untersucht wurden die Gattungen *Galtonia, Dracaena, Ornithogalum.* Als näher behandeltes Beispiel möge *Galtonia candicans* dienen.

Galtonia candicans.

Die beobachtete Blüte ist am 18. Sept. aufgeblüht. Sie erreicht am 22. Sept. 8 Uhr morg. ihre größte Öffnungsweite (4,6 cm) und an diesem Tage treten die ersten Verblüherscheinungen auf. Schon vor 10 Uhr morg. beginnt die alltägliche Schließbewegung und dauert bis 4 Uhr nachm., wo die Blüte ganz geschlossen ist. 2^{30} nachm. erscheinen die Seitenränder der Perigonblätter etwas eingeschrumpft, drei Antheren sind abgefallen. Um 7 Uhr abends beginnt wieder ein langsames Öffnen.

23. Sept. 8^{00} morg. Die Öffnung der Blüte beträgt 3 cm, sie erholte sich nicht mehr ganz aus dem ziemlich stark erschlafften Zustande des vorigen Tages. Um 4 Uhr nachm. ist die Blüte wieder ganz geschlossen, soweit es die eingerollten Seitenränder der Perigonblätter erlauben. Um 7 Uhr abends befindet sie sich noch in gleichem Zustande. So stark verkürzt haben sich die Perigonblätter nicht wie am vorigen Tage. Das Öffnen der Blüte in der Nacht konnte nicht mehr beobachtet werden, doch ist sie am 24. Sept. 8^{00} morg. wieder bis zu 2,8 cm Weite geöffnet, aber in nicht mehr ganz turgeszentem Zustande, die Seitenränder der Blumenblätter bleiben eingeschlagen, die Farbe ist gelblichweiß, Griffel und Staubfäden beginnen an der Spitze einzutrocknen. Um 2 Uhr nachm. ist die Blüte auch schon vollständig geschlossen und bis zum 25. Sept. 8^{00} morg. nur wenig geöffnet. Tagsüber schreitet das Abblühen fort, die Seitenränder der Perigonblätter haben sich soweit eingebogen, daß sie sich gegenseitig berühren. Die Blüte ist jetzt nicht mehr imstande, eine Öffnungsbewegung auszuführen, und das Absterben beginnt.

Während der geschilderten Vorgänge hat auch der Blütenstiel Krümmungen ausgeführt, sowohl vorübergehende als auch bleibende.

Das weitere Abblühen unserer Blüte verläuft folgendermaßen: Das Vertrocknen der Perigonblätter beginnt am 26. Sept. an der Spitze derselben und schreitet gegen die Basis mit jedem Tage weiter fort, zugleich krümmt sich der Blütenstiel nach oben, bis am 1. Oktober die verblühte Knospe wagerechte Lage hat. Am 6. Oktober ist das Perigon ganz vertrocknet, hat lederfarbiges Aussehen bekommen und überzieht als ein dünnes Häutchen den inzwischen herangewachsenen Fruchtknoten. Der Blütenstiel hat sich in seiner oberen Hälfte soweit gekrümmt, daß der Fruchtknoten fast senkrecht nach oben gewandt ist, und am 20. Oktober hat der ganze Blütenstiel bereits senkrechte Lage eingenommen. Das ab-

gestorbene vertrocknete Perigon löst sich von der Achse nie los und bleibt am Fruchtknoten haften.

Dracaena Jungiana.

Die Blüten öffnen sich morgens zwischen 9 und 10 Uhr, mit den Perigonblättern zugleich auch die Antheren. Um 4[30] nachm. beginnt die Schließbewegung zunächst der drei inneren Perigonblätter, sie sind um 6 Uhr halb und um 8 Uhr abends fast ganz geschlossen, während die drei äußeren erst mit Schließen begonnen haben. Um 10 Uhr abends ist die ganze Blüte geschlossen und öffnet sich nicht mehr. Bestäuben der Narben übt keinen Einfluß auf das Verhalten der Blüten beim Schließen aus, dagegen fallen nichtbefruchtete in etwas gewelktem geschlossenem Zustande ab nach dem zweiten bis dritten Tage ihres Aufblühens, während bei Befruchtung die Perigonblätter langsam am Fruchtknoten vertrocknen. Die eingetrocknete Perigonröhre erhält wohl durch den wachsenden Fruchtknoten einige Längsrisse, losgelöst jedoch von der Ansatzstelle wird das Perigon nicht.

Ornithogalum pyrenaicum.

Die Perigonblätter legen sich samt Staubfäden beim Schließen dicht an den Fruchtknoten an und vertrocknen hier, später werden sie durch den wachsenden Fruchtknoten wieder auseinandergedrückt, ohne jedoch an der Ansatzstelle vor der Fruchtreife sich abzutrennen. Der Blütenstiel krümmt sich soweit aufwärts, daß er fast den Stengel berührt.

Im Anschluß hieran wollen wir noch die Gattungen *Tritoma* und *Yucca* behandeln, da diese bei uns keinen Samen ansetzen und demnach das Schicksal des Perigons nach der Befruchtung nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann. Trotzdem sind sie erwähnenswert, weil besonders bei *Tritoma* einige merkwürdige Tatsachen zu verzeichnen sind.

Tritoma uvaria.

Die Farbe der aufgehenden Blütenknospe ist ziegelrot, die der frisch geöffneten Blüte hellrot; im Verlauf des Abblühens geht sie in gelbrot und schließlich ganz in gelb über. Der Farbenwechsel beginnt immer an der Basis des Perigons. Die Staubfäden, die während der Anthese 5—8 mm über das Perigon hinausragen, fangen nach derselben an, sich zu verkürzen und zwar so stark, daß sie ganz in der Perigonröhre verschwinden. Diese Verkürzung

kommt zustande durch eine Schlängelung der Filamente, sie beginnt am unteren Teil und schreitet nach oben fort. Nach dem Vertrocknen bilden die Filamente einen gedrehten, stark gewellten Faden. Das Welken und Absterben der Blüte, die wie erwähnt, keine Frucht ansetzt, beginnt nicht an der Spitze, sondern am Grunde des Perigons; dieses wird zu einem braunen dünnhäutigen Gebilde, das sich samt Blütenstiel von der Achse ablöst.

Yucca filamentosa.

Die Perigonblätter vertrocknen nicht ganz, sondern schrumpfen nur etwas zusammen, wobei sie eine schwache Schließbewegung ausführen, die aber nicht aktiver Natur ist. Die Blüte fällt dann ab, die Ablösung erfolgt an der Ansatzstelle am Blütenstiel, der noch erhalten bleibt und an der Blütenachse vertrocknet.

3. Vergrünen des Perigons.

Untersucht wurden *Paris quadrifolia*, *Eucomis punctata*, *Veratrum*. Die Blüten dieser Gattungen führen nach dem Öffnen mit ihren Perigonblättern keinerlei Bewegungen mehr aus, sie bleiben immer flach ausgebreitet.

Paris quadrifolia.

Die Perigonblätter bleiben grün bis zur Reife der Beere. Ein Querschnitt durch eines der vier schmalen inneren Perigonblätter macht infolge des großen Chlorophyllgehaltes seines Mesophylls den Eindruck eines Laubblattquerschnitts (Luise Müller).[1])

Eucomis punctata.

Die Antheren fallen nach der Anthese ab. Die dunkelbraune Farbe der Perigonblätter geht allmählich in grün über. Infolge der Vergrünung sind sie imstande, selbständig zu assimilieren und sich zu ernähren.

Veratrum album.

Auch hier bleiben die Perigonblätter am Leben. Der Chlorophyllgehalt läßt vermuten, daß sie zum Teil durch eigene Assimilationstätigkeit für ihren Unterhalt sorgen (Luise Müller). Dasselbe gilt für *Veratrum nigrum.*

1) Luise Müller, Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter Nova Acta, Akad. Leop. Carol., Bd. 59, Halle 1893.

Iridaceae.

Untersucht wurden die Gattungen *Iris* und *Gladiolus*. Auch hier können wir wieder unterscheiden:

1. Solche Blüten, deren Perigon ganz langsam vertrocknet und verwittert, ohne sich abzulösen und
2. Solche, deren Perigon sich kurze Zeit nach dem Abblühen von dem Fruchtknoten ablöst.

Besonders merkwürdig ist, daß bei der Gattung *Iris* die beiden Formen des Verblühens vorkommen. Unter die erste Gruppe gehören alle *Iris*-Arten mit Ausnahme von *Iris ensata.*

Iris pallida.

Die Blüten dieser Art erwiesen sich nie als fruchtbar, keine hat je Samen angesetzt. Das Aufblühen erfolgt bei günstiger Witterung gegen 8 Uhr morgens und ist in 1 bis 2 Stunden bei allen Blüten vollendet. Sie bleiben ungefähr 24 36 Stunden vollständig entfaltet und wachsen in dieser Zeit noch etwas, dann beginnt das langsame Schließen, das eigentliche Verblühen. Es zeigt sich an durch ein Heben der drei äußeren zurückgeschlagenen Perigonblätter, vorwiegend der unteren bebarteten Hälfte. Dieser Teil legt sich an die dachförmigen Griffel an, so daß die darunter stehenden Staubfäden ganz eingeschlossen werden. Alsdann beginnt auch der zarte äußere Teil, der bis jetzt noch zurückgeschlagen war, sich empor zu wenden, ein Vorgang, durch den die seitlichen Offnungen zwischen den drei inneren Perigonblättern, die sich inzwischen etwas abwärts gekrümmt haben, verschlossen werden. Die Schließbewegung steht aber damit nicht stille, sondern geht weiter; allein nun hemmen sich die einzelnen Blütenteile und infolgedessen dreht sich der kräftige untere Teil der Perigonblätter spiralig um- und ineinander[1]). Dieser Vorgang kann hier bei *Iris pallida* und bei einigen anderen Arten so weit gehen, daß ein Perigonblatt zwei vollständige Umdrehungen macht. Man hat Mühe, eine solche zusammengedrehte Blüte gewaltsam zu öffnen. Durch dieses Verhalten der unteren Hälfte der Perigonblätter wird der zarte äußere Teil zunächst eingeknickt, klebt durch Austreten des Zellsaftes zusammen und geht zugrunde. Die Blüte vertrocknet nun in dem eben beschriebenen Zustande vollständig, ohne sich abzulösen.

1) A. Hansgirg, a. a. O.

Um nun zu erfahren, wie groß das Schließ- und Krümmungsvermögen der einzelnen Perigonblätter dieser Blüte ist, wurden Experimente angestellt, ähnlich denen, die wir an den Blüten der *Hemerocallis fulva* ausführten. Bei einer schon im Schließen begriffenen Blüte entfernt man dicht über der Perigonröhre alle Blütenteile bis auf ein äußeres Perigonblatt. Dieses vollführt die normale Schließbewegung, hält aber dann nicht inne, sondern bewegt sich in der ursprünglichen Schließungsebene weiter, dabei krümmt es sich vornehmlich an zwei Stellen sehr stark, an der Basis und in der Mitte, ungefähr da, wo auf der Innenseite die Barthaare aufhören (Taf. IV, Fig. 2—5). Auf diese Weise stößt bald der äußere zarte Teil des Perigonblattes an die entgegengesetzte Seite der Perigonröhre an, wodurch die Krümmung in der ursprünglichen Ebene gehemmt wird. Schneidet man aber auch noch den zarteren Teil ab, dann rollt sich das Perigonblatt an der Spitze ganz regelmäßig ein und wir erhalten ein Bild, wie es die Fig. 3 *a*, *b* zeigen. Die inneren Perigonblätter besitzen diese Fähigkeit des Einkrümmens in nur geringem Maße. Daß die spiralige Drehung der Perigonblätter nur durch den gegenseitigen Widerstand bedingt wird, zeigt auch noch folgender Versuch. Wir lassen anstatt eines äußeren Perigonblattes zwei stehen. Sobald diese beiden in festere Berührung kommen, tritt eine mehr oder minder starke Drehung und Umwindung der beiden Organe ein. Noch deutlicher kommt dies zum Ausdruck, wenn wir alle drei äußeren Perigonblätter an einer Blüte stehen lassen, dann tritt ein ganz regelmäßiges, geradezu seilartiges Umwinden dieser drei Organe ein, wie es Taf. IV, Fig. 1 veranschaulicht.

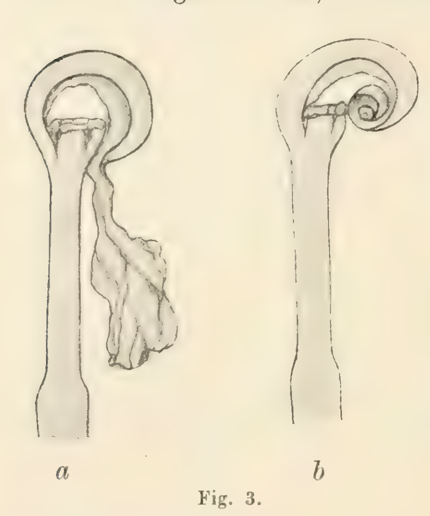


Fig. 3.

Um auch hier näheren Einblick in diese Vorgänge zu gewinnen, wurden wieder wie bei *Hemerocallis fulva* Messungen angestellt an abgeschnittenen, in Wasser gestellten Blüten. Zur Sicherheit sind im Freien an einer größeren Anzahl Blüten Parallelversuche gemacht worden, die genau so verliefen.

Messung I.

Unverletzte Blüte.

Die Blüte ist am 23. Mai morgens aufgeblüht, die erste Messung ausgeführt am 25. Mai nachmittags 4^{30}, nachdem die Perigonblätter vollständig geschlossen, die normale Schließbewegung also vollendet war. Gemessen wurde nur die Außenseite der äußeren Perigonblätter an einander möglichst entsprechenden Stellen, die mit Marken bezeichnet worden waren. Die Marken a sind ungefähr $^1/_2$ cm, die Marken b $1^1/_2$ cm über der Ansatzstelle der Perigonblätter an der Perigonröhre angebracht.

Erstes Perigonblatt.

	Marken a		Marken b	
	Teilstr.	Zunahme	Teilstr.	Zunahme
25. Mai 4^{30} nachm.	110	15 Teilstr.	111	13 Teilstr.
26. „ 8^{00} morg.	120	= 13,6 %	124	= 11,7 %
27. „ 12^{00} mittags	124		122	
28. „ 8^{00} morg.	125			
28. „ 4^{00} nachm.	122			

Am 27. Mai war der Verfall der Blüte schon sehr deutlich, die etwas gedrehten Perigonblätter waren nicht mehr ganz turgeszent.

Auf der Strecke a haben wir eine Zunahme von 15 Teilstrichen oder 13,6 %. Auf der Strecke b eine solche von 13 Teilstrichen oder 11,7 %. Trotzdem die Perigonblätter schon geschlossen waren, haben wir also doch noch eine bedeutende Verlängerung der Außenseite und diese Längenzunahme dehnt sich auf drei Tage nach dem Schließen aus.

Die Messungen an den anderen zwei Perigonblättern ergaben mit den obigen übereinstimmende Resultate. Aus allen geht hervor, daß die Verlängerung nicht eine plötzliche, wieder verschwindende, sondern eine bleibende ist, die erst durch Vertrocknen der Perigonblätter wieder etwas rückgängig gemacht wird.

Messung II.

Einzelstehendes Perigonblatt.

Eine Blüte, die ebenso alt und gleich weit geschlossen ist wie die von Messung I. Nach der ersten Messung werden alle Teile bis auf ein äußeres Perigonblatt entfernt und an diesem die Messungen auch auf der Innenseite ausgeführt. Die Marken a

und b sind wieder wie vorhin angebracht, auf der Außen- und Innenseite einander möglichst genau entsprechend.

Außenseite:

	Marken a		Marken b	
	Teilstr.	Zunahme	Teilstr.	Zunahme
25. Mai 4[15] nachm.	69	22 Teilstr.	101	26 Teilstr.
25. „ 4[20] „	72	= 31,8 %	107	= 25,7 %
26. „ 8[00] morg.	91		127[1])	
26. „ 2[00] nachm.	91			
27. „ 8[00] morg.	90			
28. „ 8[00] „	87			
28. „ 4[00] nachm.	87			

Auf der Strecke a haben wir eine Zunahme von 22 Teilstrichen oder 31,8 %. Auf der Strecke b eine solche von 26 Teilstrichen oder 25,7 %. Diese Zahl ist jedoch nicht genau und die Messungen konnten auch nicht zu Ende geführt werden wegen zu starker Krümmung des Perigonblattes.

Vergleichen wir nun dieses Resultat mit dem der Messung I, so sehen wir ohne weiteres, daß das alleinstehende Perigonblatt sich bedeutend stärker verlängert hat als die Blumenblätter der unverletzten Blüte, es wiederholt sich dasselbe Ergebnis, das wir bei *Hemerocallis fulva* gewannen.

Innenseite:

Die Messungen auf der Innenseite gestalten sich sehr viel schwieriger, da zunächst die Barthaare wegpräpariert werden müssen, um überhaupt die Marken anbringen zu können. Die gemachten Messungen ergaben meist eine geringe Längenzunahme.

Gleiches Verhalten wie *Iris pallida* zeigen noch *I. Germanica*, *I. variegata*, *I. sambucina* und *I. abavia* (Heinricher). Besonders die beiden letzteren waren für unsere Messungen sehr geeignet. Die Ergebnisse stimmten im großen ganzen mit den obigen überein.

Iris squalens.

Bei dieser Art erfolgt das Aufblühen wie bei *I. pallida.* Die Blütendauer beträgt 2 bis 3 Tage. Der Beginn des Verblühens wird angezeigt durch eine leichte Krümmung der etwas schief zur Achse des Stengels stehenden Perigonröhre. Diese Krümmung geht

1) Diese Messung nicht mehr genau, weil die Krümmung zu weit vorgeschritten war.

langsam nach außen abwärts, bis die Blüte in horizontale Lage gelangt ist; in der Regel hat sie sich während dieser Zeit geschlossen. Nach dem Zusammenschließen der Perigonblätter beginnt auch hier das spiralige, seilartige Ineinanderrollen und zwar werden die äußeren und inneren Glieder ganz regelmäßig zusammengedreht (Taf. IV, Fig. 7 u. 8). Bei keiner anderen Art spielt sich der Vorgang in so ausgebildeter Weise ab. Die Perigonröhre krümmt sich noch wenig abwärts und in dieser Lage vertrocknet die ganze zusammengedrehte Blüte allmählich, ohne daß sich die Perigonblätter je wieder lösen. Gegen experimentelle Eingriffe verhält sich die Blüte wie *I. pallida* und die anderen schon angeführten Arten. Auch hier wurden Messungen ausgeführt sowohl an den Perigonblättern als auch an der stark gekrümmten Perigonröhre. Die an jenen vorgenommenen Messungen stimmten mit allen vorhergehenden überein und bedürfen daher keiner Besprechung, wohl aber ist eine Bemerkung über das Verhalten der Perigonröhre einzuschalten.

Messungen an der Perigonröhre.

Die Marken sind in der Mitte der Perigonröhre angebracht, auf der konvexen und konkaven Seite einander möglichst entsprechend. Die erste Messung wird gemacht, nachdem die Perigonröhre sich schon zu krümmen angefangen hat.

	Konvexe Seite:		Konkave Seite:	
	Teilstr.	Zunahme	Teilstr.	Zunahme
1. Juni 12^{00} mittags	97		83	
1. „ 2^{00} nachm.	103	6	86	3
1. „ 3^{15} „	106	3	87	1
1. „ 4^{45} „	107	1	88	1
1. „ 7^{30} „	109	2	90	2
2. „ 7^{30} morg.	124	15	92	2
2. „ 9^{30} „	127	3	92	0
2. „ 11^{30} „	126	— 1	90	— 2
		30		9

Auf der konvexen Seite haben wir also in $21\frac{1}{2}$ Stunden eine gleichmäßige Zunahme von 30 Teilstrichen oder 0,6 mm auf eine Strecke von 1,94 mm oder 30,9 %, auf der konkaven Seite in derselben Zeit eine Zunahme von 9 Teilstrichen oder 10,8 %. Es verlängern sich also beide Seiten, sowohl die konvexe wie die konkave, letztere zwar nicht so stark, daher die Krümmung. Daraus

ergibt sich, daß auch diese Bewegung auf Wachstum beruht. Sie erstreckt sich auf einen Zeitraum von über 20 Stunden, dann allerdings tritt eine Verkürzung ein, die Perigonröhre ist aber nun nicht mehr in turgeszentem Zustande, sie wird schlaff und vertrocknet in kurzer Zeit mitsamt der ganzen Blüte.

Zu dem Vorstehenden sei nochmals ausdrücklich bemerkt, daß keine einzige Blüte in den zwei Jahren, in denen die Art beobachtet worden, jemals Samen angesetzt hat; zudem sind zahlreiche Blüten kastriert worden und auch diese zeigen nie den geringsten Unterschied. Die ganze Reihe von Vorgängen steht also in keinerlei Beziehung zur Befruchtung.

Iris Pseudacorus.

Beim Beginn des Abblühens rollen sich die Perigonblätter von außen her ein. Die drei inneren, die klein und zart sind, krümmen sich etwas nach abwärts, vertrocknen aber sehr bald. Die äußeren zurückgeschlagenen Glieder, die viel größer und kräftiger gebaut sind, rollen sich vom Rande her so weit ein, bis sie die Spitze des Griffels erreichen; dieser wird zunächst mit seinen beiden Zipfeln ebenfalls eingeschlagen und endlich erfolgt spiraliges Ineinanderrollen von Perigonblatt und Griffel; manchmal wird auch das Staubblatt mit gedreht. Bald aber tritt vollständiges Vertrocknen am Fruchtknoten ein, ohne daß das abgestorbene Gebilde sich ablöst.

Iris Gueldenstaedtiana.

Am dritten Tage nach dem Aufblühen zeigen sich die ersten Verblüherscheinungen an den drei inneren Perigonblättern, indem die Adern hervortreten und die äußersten Enden sich abwärts krümmen. An den drei äußeren ist ein Heben der Perigonblattzipfel zu beobachten. Am nächsten Morgen sind die drei inneren Blumenblätter bis zur Basis eingerollt; die äußeren krümmen sich von ihrer Spitze an einwärts, drehen sich zugleich und jedes einzelne Blatt rollt sich so spiralig ein bis zum Grunde, so daß es wie ein Strick zusammengedreht erscheint. Manchmal wird der Griffel noch vom Perigonblatt erfaßt und ebenfalls mit gedreht. Im Laufe dieses Tages schrumpft das Volumen der Blüte bis auf die Hälfte ein; die Griffelblätter, falls sie nicht eingerollt werden, behalten ihre alte Lage und vertrocknen in dieser. In den folgenden Tagen verdorren sämtliche Blütenteile zu dünnen Häutchen und das vertrocknete Gebilde bleibt am Fruchtknoten sitzen, ohne sich abzulösen.

Iris graminea.

Das Verblühen wird eingeleitet durch Schrumpfen der zarten Perigonblätter und durch Verblassen der ziemlich widerstandsfähigen Griffelblätter. Von einer Schließbewegung ist nichts zu bemerken. Die Griffelblätter vertrocknen in ihrer ursprünglichen Lage und die Perigonblätter sind schon vorher zu kleinen Gebilden zusammengeschrumpft. Nach dem vollständigen Vertrocknen bleibt das Perigon auch noch weiterhin auf dem Fruchtknoten sitzen.

2. **Blüten, deren Perigon sich kurze Zeit nach dem Abblühen vom Fruchtknoten ablöst.**

Hierher gehören *Iris ensata* und die Gattung *Gladiolus*.

Iris ensata.

Die Blütendauer beträgt hier 2 bis 3 Tage, dann schließen sich die Perigonblätter langsam. Nach dem Schließen drehen sie sich noch spiralig zusammen und ihre Farbe verblaßt. Am folgenden Tage zeigt sich dicht über dem Fruchtknoten eine helle Linie und bald sieht man mit dem bloßen Auge, wie hier die Gewebeplatten auseinander treten und ein Querriß entsteht, der aber durch einzeln stehenbleibende Pfeiler unterbrochen wird. Diese Pfeiler sind die Gefäßstränge, die erst zuletzt reißen. Der Querriß wird breiter und breiter und die Blüte immer mehr vom Fruchtknoten abgehoben; wir erhalten ein Bild, wie es Taf. IV, Fig. 9 darstellt. Endlich wird auch der letzte Gefäßstrang zerrissen und das Perigon fällt am 5. oder 6. Tage nach dem Aufblühen in stark verwelktem, geschlossenem Zustande ab. Auf der Trennungsfläche über dem Fruchtknoten stehen kleine Zäpfchen der Gefäßbündel, die etwas höher zerrissen sind als das übrige Gewebe, ebenso sieht man auf der abgelösten Fläche der Blüte die zu diesen Zäpfchen gehörenden Vertiefungen. Das Perigon wird abgeworfen, ob die Blüte befruchtet ist oder nicht. Kastrierte Blüten zeigen ganz dasselbe Verhalten, nur stirbt der Fruchtknoten, nachdem das Perigon abgeworfen ist, ebenfalls langsam ab. Die Ursache ihres abweichenden Verhaltens könnte vielleicht mit dem Umstande zusammenhängen, daß sie nur eine kurze Perigonröhre und keine lange bildet wie die übrigen Arten.

Gladiolus communis.

Den Beginn des Verblühens zeigen die zwei unteren Perigonblätter des inneren und das unterste Blatt des äußeren Kreises an.

Sie werden zuerst etwas schlaff und fangen an, sich langsam bis in die Horizontallage zu heben, wobei die beiden ersteren sich aneinander legen und vom letzteren umschlossen werden. Die drei oberen Perigonblätter führen keine so großen Bewegungen aus, die beiden seitlichen haben sich in der Zeit etwas einwärts bewegt, so daß sie gerade zur Seite der schon zusammengelegten drei unteren stehen. Das oberste Perigonblatt senkt sich abwärts und zuletzt hüllen die drei oberen Blumenblätter die ganze übrige Blüte ein. Daraufhin tritt keine weitere Veränderung mehr ein und das Perigon wird gänzlich schlaff und fällt in 1 bis 2 Tagen halb vertrocknet ab.

Um auch hier näheren Einblick in das Verhalten der Perigonblätter zu erlangen, wurden wieder Messungen ausgeführt und zwar zunächst an der Basis (Marken a) und am oberen Ende (Marken b) des obersten Perigonblattes, nachdem die übrigen Blütenteile entfernt worden. Sie ergeben:

	Marken a		Marken b	
	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.	Teilstr.	Zunahme an Teilstr.
19. Juni 10^{00} morg.	76		74	
19. „ 12^{00} mittags	76	0	74	0
19. „ 3^{00} nachm.	77,5	1,5	75	1
19. „ 5^{30} „	78	0,5	76	1
20. „ 7^{30} morg.	79	1	76	0
20. „ 11^{00} „	80	1	76	0
20. „ 2^{00} nachm.	80	0	76	0
		4		2

Um 11 Uhr morg. am zweiten Tage ist das gemessene Perigonblatt nicht mehr ganz turgeszent. Die Längenzunahme am ersten Tage ist, wie die Zahlen lehren, gering, sie beträgt auf der Strecke a 4 Teilstriche oder 5,2 $^0/_0$ und auf der Strecke b nur 2 Teilstriche oder 2,7 $^0/_0$. Andere Messungen nun, die gleichzeitig am obersten und untersten Perigonblatt derselben Blüte angestellt worden, ergeben, daß das unterste Blatt die Schließbewegung zwischen 12 und 3 Uhr beginnt und das oberste erst zwischen 4 und 5 Uhr, wie es schon die Beobachtung mit dem bloßen Auge zeigt.

Gladiolus hybridus Gandavensis.

Nach 5 bis 6 Tagen Blühdauer beginnt das Verblühen. Am Perigon erscheinen gelbe Flecken, die Farbe verblaßt, die Seiten-

ränder der Blumenblätter schlagen sich ein und verschrumpfen. Die ganze Blüte wird welk und schließt sich. Das langsame Absterben dauert einige Tage, dann fällt das ganze Organ in fast vertrocknetem Zustande vom Fruchtknoten ab.

Amaryllidaceae.

Clivia nobilis.

Das Aufblühen der Blüten erfolgt ziemlich langsam und erst, nachdem die Perigonblätter ganz entfaltet sind, springen auch die Antheren auf. Am 5. Tage nach dem Öffnen zeigen sich auf den Perigonblättern gelbe Flecken, die ersten Anzeichen des Verblühens. Diese Flecken vermehren sich und werden von Tag zu Tag größer, ohne daß die Perigonblätter eine Schließbewegung ausführen. Nach ungefähr 10 bis 12 Tagen Blühzeit erscheint dicht über dem Fruchtknoten eine helle quer verlaufende Linie, die ganze Blüte verblaßt und allmählich beginnen die Spitzen der Perigonblätter zu vertrocknen. Endlich fällt das Perigon in halb abgestorbenem Zustande nach 2 bis 3 Wochen Blühdauer dicht über dem Fruchtknoten ab an der Stelle, an der die helle Linie schon lange vorher bemerkt wurde.

Narcissus poëticus.

Die Blüten bleiben nach der Entfaltung geöffnet bis zum vollständigen Verwelken, das nach ungefähr 8 Tagen eintritt. Sie setzen keinen Samen an und das Ganze vertrocknet zu einem braunen Gebilde, das sich vom Blütenstiel nicht ablöst.

Cannaceae.

Canna indica.

Vor dem Abfallen nimmt die Blüte eine etwas dunklere Farbe an, sonst aber löst sie sich meist ohne jede Welkerscheinung ab, das zurückgeschlagene Labellum allein zeigt schwache Spuren von Verfall. Merkwürdig ist bei dieser Blüte die Art der Ablösung der Krone. Es tritt nämlich an der Kronröhre einige Millimeter über dem Fruchtknoten ein Querriß auf, der nicht auf eine bestimmte Stelle beschränkt ist, sondern manchmal höher oder tiefer liegt. Er kann spiralig verlaufen, es können zwei Risse dicht übereinander entstehen. Häufig kommt es vor, daß ein solcher Querriß sich nur auf die halbe Kronröhre erstreckt und daß so das halb

abgelöste Organ noch einige Zeit erhalten bleibt. Die Kronröhre ist sehr brüchig. An der abgelösten Krone sowie an dem am Fruchtknoten sitzenden Basalstück treten nachher noch Längsrisse auf. Das Basalstück vertrocknet am Fruchtknoten und bleibt an demselben bis zur Fruchtreife sitzen. Der Kelch bleibt ebenfalls erhalten und stirbt ab bis zur Samenreife.

Commelinaceae.

Tradescantia virginica.

Die Blüten öffnen sich frühmorgens, Kelch- und Kronblätter sind sternförmig ausgebreitet. Gegen 2 Uhr nachm. macht sich eine leichte Schließbewegung bemerklich und der Rand der Blumenblätter ist etwas eingerollt. Um 4 Uhr nachm. sind die Kronblätter ganz und die Kelchblätter fast geschlossen. Am anderen Morgen schließt der Kelch dicht über den zusammengeschrumpften und durch Austreten des Zellsaftes verklebten Blumenblättern. Der Blütenstiel hat sich inzwischen abwärts bewegt und ist in einigen Tagen soweit gekrümmt, daß der Fruchtknoten nach unten gewandt ist. Die Kronblätter vertrocknen sehr rasch, während die Kelchblätter noch wachsen und nach 4 Wochen etwa doppelt so lang sind als zur Blütezeit. Der Blütenstiel krümmt sich nach abwärts, ob die Blüte befruchtet ist oder nicht. Die vertrocknete Krone und der Griffel sitzen noch lange Zeit am Fruchtknoten, ohne von der Achse abgerissen zu werden. Bei nichtbefruchteten Blüten vertrocknet der Kelch einige Zeit nach dem Abwärtskrümmen des Blütenstiels, bis zuletzt die ganze Blüte abgestorben ist.

Bromeliaceae.

Die Untersuchungen an den zu dieser Familie gehörenden Arten wurden im Gewächshause angestellt.

Billbergia thyrsoidea.

Der Blühverlauf ist folgender: 3. Nov. 8^{00} morg. Die Blüte öffnet sich. Die Staubfäden sind an den Griffel angelegt, die Antheren schon aufgesprungen. Die Blüten sind je nach Lage der Blütenachse mehr oder weniger zygomorph (Zygomorphie der Lage nach Vöchting). 8^{30} morg. wird die spiralig gedrehte Narbe bestäubt. Am Abend ist die Blüte noch ganz geöffnet.

4. Nov. 8^{00} morg. Über Nacht schließt sich die Blüte vollständig und damit ist auch das Abblühen eingeleitet. Um 10^{00} morg. zeigt sich eine leichte Drehung der Kronblätter, die sich tagsüber verstärkt. Der Kelch behält seine alte Lage.

5. Nov. 8^{00} morg. Die spiralige Drehung ist jetzt sehr deutlich wahrzunehmen. Die geschlossene verblühte Knospe sieht fast genau so aus, wie die Knospe vor der Entfaltung[1]) (vgl. Taf. V, Fig. 10 u. 11).

6. Nov. 8^{00} morg. Jedes einzelne Blumenblatt hat schon mehr als eine vollständige Umdrehung ausgeführt. Während dieses Vorganges sterben die Kronblätter allmählich ab, ihre Farbe geht in schmutziggrau über.

12. Nov. (siehe Taf. V, Fig. 12). Das Blumenblatt 1 hat zwei vollständige Umdrehungen ausgeführt, weiter geht die Drehung nicht mehr, die Kronblätter sind auch fast vertrocknet und in dem eben angegebenen Zustande verdorren sie vollends ganz. Die Blüten setzen keine Früchte an, die Blumenblätter, Staubfäden und der Griffel faulen an ihrer Ansatzstelle ab, der Kelch bleibt sehr lange erhalten.

Beachtenswert ist, daß die Blumenblätter beim Abblühen zunächst wieder dieselbe gedrehte Lage einnehmen wie in der Knospe vor der Entfaltung und daß die Drehung auch weiter fortgesetzt wird; sie geht in beiden Fällen von links nach rechts. Bei der Drehung der Blumenblätter werden die noch stäubenden Staubgefäße und der Griffel mit gedreht und gewissermaßen eingewickelt. Die Antheren legen sich dabei um den Griffel und sind noch einige Tage mit Pollen bedeckt. Die Filamente und der Griffel werden wie die Blumenblätter mit dem Vertrocknen braun.

Nach dem Verblühen der letzten Blüte des ährigen Blütenstandes verlieren auch die schön rot gefärbten Hochblätter ihre Farbe und werden braun, die obersten an der Blütenstandsachse zuerst.

Billbergia amoena.

Auch hier herrscht in der Gestalt der Blüten Zygomorphie der Lage. Die Blütendauer beträgt 2 Tage, dann beginnt ein ähnliches Abblühen wie bei der vorigen Art; die Blumenblätter zeigen hier jedoch nur eine schwache Rechtsdrehung. Die Hochblätter sterben wieder mit dem Verblühen der letzten Blüte des Blütenstandes ab.

---

1) Siehe auch die Angaben **Gärtners** und **Hansgirgs**.

Befruchtung tritt niemals ein, infolgedessen stirbt der ganze Blütenstand langsam ab.

Guzmannia tricolor.

Die Blüten dieser Art sind kaum einen halben Tag geöffnet, sie beginnen schon um 1 Uhr nachm., manchmal auch etwas später, mit dem Schließen und zugleich Abblühen der Blumenblätter, die sich nach innen einrollen. Der Vorgang spielt sich dabei in der Art ab, daß zunächst in den drei Blumenblättern die eine Seite rascher einschrumpft als die andere und infolgedessen eine schwache spiralige Drehung zustande kommt, die aber später wieder ausgeglichen wird durch das gleiche Einschrumpfen auf der anderen Hälfte. Bis um 7 Uhr abends sind die drei Blumenblätter ganz gleichmäßig nach innen eingerollt und ragen nur wenig mehr über den Kelch hinaus. Am anderen Morgen schließt sich der Kelch vollständig über den eingerollten Kronblättern. Bei näherer Besichtigung zeigt sich, daß letztere zunächst weiß werden, der Zellsaft austritt und sie dann an ihrer Ansatzstelle samt Staubfäden abfaulen. Die Blüten dieser Art sind also sehr vergänglich. Der Blütenstand bringt jeden Tag eine oder zwei Blüten zur Entfaltung bis zum vollständigen Verblühen.

Dicotyleae.

A. Choripetalae.

1. Abfallen der Blumenblätter ohne vorheriges Welken.
   a) Kelch bleibend.
   b) Kelch ebenfalls abfallend.
      α. Vor den Blumenblättern.
      β. Mit den Blumenblättern.
2. Abfallen der Blumenblätter mit vorhergehendem Welken.
   a) Kelch bleibend.
   b) Kelch ebenfalls abfallend.

1. Abfallen der Blumenblätter ohne vorheriges Welken.

a) Kelch bleibend.

Cistaceae.

Helianthemum vulgare.

Die Blüten öffnen sich mit Sonnenaufgang, die Blumenblätter sind radförmig ausgebreitet, die Kelchblätter bis an den Blütenstiel

zurückgeschlagen. An warmen, sonnigen Tagen beginnt nun das Abfallen der Kronblätter schon 10^{30} morgens und zwar lösen sich die Blumenblätter an derselben Blüte nicht gleichzeitig ab, sondern eines nach dem andern in ganz beliebiger Reihenfolge und in verschiedenen Zwischenräumen. Die Kelchblätter haben sich um diese Zeit wieder bis zur Horizontale emporgehoben, so daß sie sternförmig ausgebreitet sind. Die beobachteten Blätter, ungefähr 200, sind an diesem Tage bis 1^{30} nachm. sämtlich abgefallen, die Kelchblätter haben sich bis 3^{30} nachm. an allen abgeblühten Blüten geschlossen und dabei die Staubfäden, die nicht abfallen, ebenfalls mit eingeschlossen, wobei diese die Narbe berühren, so daß nötigenfalls noch Selbstbestäubung erfolgen kann. Der Kelch und die Staubfäden vertrocknen bis zur Samenreife am Fruchtknoten. Da die Kelchblätter in so kurzer Zeit eine Schließbewegung von fast 180^0 ausführen, könnte man annehmen, sie hätten an dem raschen Abfallen der Blumenblätter einen gewissen Anteil. Aber das Entfernen derselben bei frisch geöffneten Blüten ändert an dem Verhalten der Blumenblätter nichts, sie lösen sich ebenso früh ab.

Die beschriebenen Beobachtungen wurden bei intensivem Sonnenschein und hoher Temperatur angestellt, dementsprechend fielen die Blumenblätter in so kurzer Zeit ab. An kühlen regnerischen Tagen dagegen lösten sich die letzten erst gegen 4^{30} nachm. los, es trat also eine Verzögerung von 3 Stunden ein. Der Kelch schloß sich demgemäß auch später; er war ungefähr 1 Stunde nach dem Abfallen der Blumenblätter geschlossen.

Cistus ladaniferus.

Die Blütendauer beträgt hier einen Tag. Blumen- und Kelchblätter sind tagsüber flach ausgebreitet und erst abends fallen die Kronblätter ab, dann beginnt auch die Schließbewegung des Kelches. Am anderen Morgen sind die Kelchblätter geschlossen und haben die noch stäubenden Staubfäden mit eingehüllt. In den nächsten Tagen schließen sich die Kelchblätter so fest zusammen, daß sie sich nur mit einiger Mühe voneinander entfernen lassen. Kelch und Staubfäden vertrocknen wieder bis zur Fruchtreife.

Rosaceae.

Beobachtet wurden *Rosa rugosa*, *Pirus*, *Cydonia japonica*, *Prunus*.

Rosa rugosa.

Die Blumenblätter fallen ab, ohne zu welken und ohne irgend welche Bewegung auszuführen. Die Staubfäden krümmen sich nach der Anthese über die Narben, vertrocknen so und bilden ein Polster über dem Fruchtknoten. Die Kelchblätter vergrößern sich noch nachträglich und sterben bis zur Fruchtreife ab.

Geraniaceae.

Geranium phaeum.

Über das biologische Verhalten dieser Blüte vergleiche man Knuth, Blütenbiologie II, 1, S. 233.

Die zurückgeschlagenen Blumenblätter fallen, ohne eine Schließbewegung auszuführen, unverwelkt ab. Der bis an den Blütenstiel zurückgeschlagene Kelch und die Filamente der Staubgefäße, von denen die Antheren abgefallen sind, krümmen sich nach oben und legen sich an die Früchte an, wo sie bis zu deren Reife verdorren. Die Griffel wachsen noch nach der Bestäubung bis zu 2 cm Länge.

Diesen Angaben über das Verblühen fügen wir noch ein paar Bemerkungen bei, die uns einige Aufschlüsse über das Verhalten von Kelch und Krone beim Aufblühen geben. Zwischen diesen herrscht nämlich eine gewisse Spannung, ein Umstand, der daraus hervorgeht, daß, wenn man bei einer entfalteten Blüte die Blumenblätter abschneidet, der Kelch sich sofort so weit aufwärts bewegt, bis er scheibenförmig ausgebreitet ist. Beim Öffnen ist er sogar ein Hindernis für das Ausbreiten der Krone, was folgende Versuche näher erläutern.

a) Entfernt man aus einer aufgehenden Knospe die Blumenblätter, dann öffnet sich der Kelch kaum merklich.

b) Entfernt man dagegen an einer solchen Knospe die Kelchblätter, dann entfalten sich die Blumenblätter ganz normal, schlagen sich aber nun noch weiter zurück bis an den Blütenstiel. Zur Ergänzung wird noch ein weiterer Versuch ausgeführt.

c) Es werden an einer Knospe zwei Kronblätter und die zu den drei anderen gehörigen Kelchblätter entfernt, die Folge ist, daß die zwei stehen gebliebenen Kelchblätter sich nicht öffnen, während die drei Blumenblätter sich wieder bis an den Blütenstiel zurückschlagen.

Aus diesen Versuchen ist ersichtlich, daß der Kelch beim Aufblühen nicht aktiv beteiligt ist, sondern durch die Blumenblätter

mit geöffnet wird, nach deren Ablösung schließt er sich durch geringes Wachstum der Außenseite der Kelchblätter, wie angestellte Messungen ergeben.

Linaceae.

Linum perenne.

Die Blüten dieser Art sind bis 8 Uhr morgens sämtlich vollständig geöffnet. Mit dem Entfalten der Blumenblätter springen auch die Antheren auf. An sonnigen, warmen Tagen beginnt nun das Abfallen der Kronen schon gegen 11 Uhr morgens und ist um 2 Uhr nachm. vollendet. Kelch, Griffel und Staubfäden bleiben erhalten. Ersterer schließt sich noch am gleichen Tage und stirbt bis zur Fruchtreife ab, letztere verdorren ebenfalls, ohne sich von der Achse abzulösen.

Lythraceae.

Cuphea viscossissima.

Die Blumenblätter fallen 3 bis 5 Tage nach dem Aufblühen in ganz beliebiger Reihenfolge und in verschiedenen Zwischenräumen ab. Der oberste Kelchzipfel krümmt sich nach unten und die Öffnung des Kelches wird durch die mit filzigen Haaren besetzten Staubfäden verschlossen. Der erhalten gebliebene Griffel schiebt sich teils durch nachträgliches Wachstum, teils durch das des Fruchtknotens bis zu 5 mm über den Kelchrand hinaus. Das obere Ende des Kelches wird durch Einschnürung bedeutend verengt, so daß er durch den wachsenden Fruchtknoten der Länge nach gespalten wird. Aus dem entstandenen Spalt krümmt sich später, da auch die Fruchtknotenwand reißt, die Placenta nach rückwärts heraus (Engler-Prantl, III. Teil, III a, S. 9). Nichtbefruchtete Blüten fallen 2 bis 8 Tage nach den Blumenblättern ab ohne den Blütenstiel.

b) Kelch ebenfalls abfallend.

α. Vor den Blumenblättern.

Als bekanntes Beispiel hierfür sind die Papaveraceen zu nennen, wo der Kelch mit dem Aufblühen der Knospe abgelöst wird. Die Blumenblätter und Staubfäden fallen in den meisten Fällen ohne Welkerscheinung ab, manchmal jedoch sind sie auch schwach angewelkt.

Chelidonium majus.

Die periodisch sich öffnenden und schließenden Blüten werfen mit dem ersten Aufblühen die Kelchblätter ab. Am **3.** Tage be-

ginnen einige Staubfäden abzufallen, während an den flach ausgebreiteten Blumenblättern keinerlei Welken wahrzunehmen ist. Die Staubfäden lösen sich an diesem Tage sämtlich ab; die Blumenblätter erst am folgenden, ohne vorher irgend welche Bewegung auszuführen, sie sind flach ausgebreitet und in dieser Lage fallen sie plötzlich ab.

Eschscholtzia californica.

Die ebenfalls periodisch sich öffnenden und schließenden Blüten sind gegen Witterungseinflüsse sehr empfindlich. Bei Regen oder kühler Temperatur öffnen sie sich tagelang nicht, danach ist auch die Blütendauer sehr verschieden. Nach dem ersten Aufblühen vergrößern sich die Blumenblätter noch bedeutend. Sie schließen sich nicht vor dem Abfallen, sondern die Ablösung erfolgt, solange die Blüte geöffnet ist.

Papaver Rhoeas.

Die Blumenblätter dieser Blüte zeigen vor dem Abfallen manchmal deutlich Welkerscheinungen, sonst aber verhalten sie sich den eben beschriebenen ähnlich.

β. Mit den Blumenblättern.

Balsamineae.

Impatiens noli tangere.

Nach der Entfaltung ist an den Blüten dieser Art keine wesentliche Veränderung mehr wahrzunehmen Am 2. Tage nach dem Aufblühen löst sich die Staubblattkapuze ab und einige Stunden, manchmal auch einen Tag nachher fallen die Blumen- und Kelchblätter in der Regel miteinander ab ohne besondere Welkerscheinungen. Ganz ähnliches Verhalten zeigen die Blüten von *I. Roylei.*

Erwähnen wollen wir hier noch einige Gattungen der Ranunculaceen von *Aconitum*, *Delphinium*, *Aquilegia*, wo die allerdings nicht in Kelch und Krone geschiedene Blütenhülle auch unverwelkt abfällt.

2. Abfallen
der Blumenblätter mit vorhergehendem Welken.

a) Kelch bleibend.

Beobachtet wurden die Gattungen *Viola, Hypericum, Dictamnus,* verschiedene Malvaceen, *Calandrinia.*

Violaceae.

Viola odorata.

Die Blütendauer beträgt hier 8 bis 10 Tage, nach dem 4. bis 5. Tage des Blühens treten an den Blumenblättern weiße Flecken auf, in den nächsten Tagen schrumpft die Krone mehr und mehr zusammen, wobei die Farbe verblaßt und nach 8 bis 10 Tagen fallen die Blumenblätter und Staubfäden in ziemlich vertrocknetem Zustande ab. Kelch und Griffel bleiben. Die Kelchblätter wachsen nach der Ablösung der Krone noch sehr bedeutend und umhüllen die reifende Frucht vollständig.

Hypericaceae.

Hypericum perforatum.

Die Blumenblätter sterben von der Spitze aus langsam ab und bleiben ziemlich lange an der Achse sitzen. Die Ablösung geschieht durch den wachsenden Fruchtknoten, nachdem sie vollständig desorganisiert sind.

Portulacaceae.

Calandrinia grandiflora.

Die Blüten dieser Art sind gegen Witterungseinflüsse sehr empfindlich. An hellen, sonnigen Tagen öffnen sie sich kurz nach Sonnenaufgang und schließen sich schon wieder gegen 11 Uhr morg. am selben Tage, sie blühen also nur wenige Stunden. An trüben, regnerischen Tagen dagegen öffnen sie sich erst gegen 10 Uhr morg. und schließen sich um 4 Uhr nachm. Vor dem Schließen der Blumenblätter legen sich die abgespreizten Staubfäden an den Griffel an, die noch mit Pollen bedeckten Antheren berühren die Narbe und bewirken so, wenn nötig, nachträglich noch Selbstbestäubung. Die Krone faltet sich zusammen wie in der aufgehenden Knospe, die beiden Kelchblätter schließen sich ebenfalls. Mit dem Schließen beginnt auch sofort der Verfall der Blumenblätter, sie kleben durch Austreten des Zellsaftes zusammen, werden weich und sind schon am andern Morgen desorganisiert; die Kelchblätter haben sich über dem Fruchtknoten geschlossen, so daß von den Kronblättern nichts mehr zu sehen ist, letztere vertrocknen sehr schnell, werden vom Fruchtknoten, an dem sie festgeklebt sind, abgerissen und in die Höhe gehoben, wobei sie ihm noch längere Zeit als vertrocknetes Häutchen aufsitzen. Der Blütenstiel krümmt sich sofort nach der

Befruchtung abwärts, bis der Fruchtknoten nach unten gewandt ist. Die beiden Kelchblätter wachsen nachträglich noch etwas. Bei nichtbefruchteten Blüten ist das Schicksal der Blumenblätter dasselbe, der Blütenstiel jedoch krümmt sich nicht und das Ganze stirbt ab.

Rutaceae.

Dictamnus Fraxinella.

Acht Tage nach dem Aufblühen treten an den Blumenblättern, die in dieser Zeit keinerlei Bewegung ausgeführt haben, die ersten Spuren des Verfalls auf, indem die Farbe etwas matter wird und einzelne farblose Flecken sich zeigen. Bald beginnt auch das Abfallen und zwar in beliebiger Reihenfolge und in großen Zwischenräumen. Nach den Blumenblättern lösen sich die Staubfäden allmählich ab und ganz zuletzt wird der Griffel abgeworfen. Die Kelchblätter bleiben an der Achse sitzen, sie führen keine Schließbewegung aus und behalten auch ihre alte Größe. Ganz denselben Blühverlauf hat *D. albus.*

Malvaceae.

Untersucht wurden *Kitaibelia vitifolia*, *Anoda hastata*, *Hibiscus trionum*, *cannabinus* und *rosa sinensis*, *Althaea rosea*, *A. taurinensis*, *Callirhoë pedata*, *Malva silvestris*, *Malope trifida*, *Abutilon Avicennae.*

Kitaibelia vitifolia.

Bei den periodisch sich öffnenden und schließenden Blüten dieser Art herrscht zwischen Blumen und Kelchblättern dasselbe Verhältnis wie bei *Geranium phaeum.* Nach dem Entfernen der Kronblätter in einer frisch geöffneten Blüte macht der Kelch samt Außenkelch eine sofortige Schließbewegung von 30 Grad und dann schließt er sich vollends langsam. Das Verblühen beginnt mit dem letzten Schließen der Blumenblätter, die geschlossene Krone bleibt noch einige Tage am Fruchtknoten sitzen und wird dann von diesem abgerissen samt Staubfäden und Griffel, letztere hinterlassen ein kurzes Basalstück. Das ganze abgerissene Gebilde bleibt auf den Früchten haften und vertrocknet vollständig. Der Kelch samt Außenkelch schließt sich ganz, wächst noch etwas und ist bis zur Reife der Samen abgestorben und vertrocknet.

Anoda hastata.

Die Öffnungszeit beträgt in der ersten Blühperiode, Mitte Juli, zwei Tage und gegen Ende derselben, im Oktober drei Tage, offenbar infolge des Abnehmens der Temperatur.

25. Juli. Beobachtet werden 2 frisch geöffnete Blüten, von denen die eine kastriert ist. Sie schließen sich beide gegen 5 Uhr nachm.

26. Juli. Die Blüten sind wieder ganz entfaltet, um 3 Uhr nachm. schließt sich die unverletzte Blüte und zwar für immer, während die kastrierte Blüte sich erst gegen 5 Uhr nachm. zu schließen beginnt und am 27. Juli wieder vollständig geöffnet ist. Das endglültige Schließen beginnt 4 Uhr nachm. und ist gegen 6 Uhr beendet. Durch Kastrieren wird also die Blütendauer um einen Tag verlängert, wie oftmals festgestellt worden. Die Farbe einer Blüte am ersten Blühtage ist magentarot, am zweiten ist sie in indigoblau übergegangen, so daß die älteren Blüten schon an der Farbe kenntlich sind. Die Blumenblätter nehmen beim Schließen wieder die Lage an, die ihnen vor der Entfaltung in der Knospe eigen war und wie es rechts und links konvolutive Knospen gibt, so haben wir auch rechts und links konvolutive geschlossene Kronen (Fig. 4 *a* und *b*). Die Ablösung der Blumenblätter erfolgt zwei bis drei Tage nach dem Schließen, nachdem sie an der Spitze schon ziemlich stark gewelkt sind; sie fallen aber noch nicht ab, sondern werden einige Zeit von den Griffeln gehalten und erst nach deren Ablösung fällt das ganze Organ in fast vertrocknetem Zustande ab. Von der Griffelsäule bleibt ein kurzes Basalstück zurück. Bei den Malvaceen lösen sich immer Blumenblätter und Staubfäden, weil am Grunde verwachsen, miteinander ab; abfallen kann das Ganze erst mit der Griffelsäule, da die oben auseinandergespreizten Griffel ein vorheriges Abfallen der Krone und der zu einer Röhre verwachsenen Staubfäden verhindern.

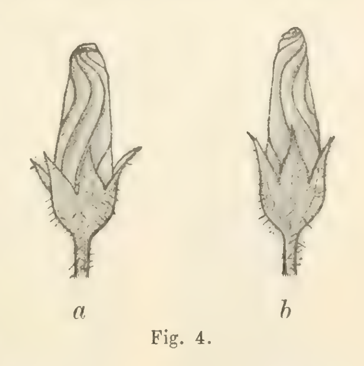


Fig. 4.

Bei *Anoda hastata* schließt sich zunächst der Kelch — der Außenkelch fehlt hier — mit den Blumenblättern, er wird aber allmählich durch die wachsenden Früchte, da er selbst nicht mehr wächst, wieder geöffnet, bis er zuletzt wieder scheibenförmig ausgebreitet ist; bis zur Fruchtreife vertrocknet er.

Abutilon Avicennae.

Bei dieser Art begegnen wir ähnlichen Verhältnissen wie bei der vorigen. Die abgelöste Krone bleibt meist auf den Früchten sitzen, vertrocknet und bildet eine schützende Kappe.

Malva silvestris.

Im Gegensatz zu *Anoda hastata* bleibt der Kelch auch während der Entwicklung der Früchte geschlossen, da er das Wachstum derselben mitmacht. Das sonstige Verhalten zeigt keine bemerkenswerten Unterschiede.

Althaea rosea.

Die beobachtete Blüte ist am 19. Sept. aufgeblüht und hat am 21. Sept. ihre größte Offnungsweite erreicht. Von jetzt ab beginnt das langsame Schließen und Abblühen.

22. Sept. 8^{00} morg. Seit gestern Abend hat sich die Blüte etwas weiter geschlossen, die Griffel sind sämtlich nach außen abwärts gekrümmt. Im Laufe des Tages schreitet die Schließbewegung der Blumenblätter langsam weiter.

23. Sept. 8^{00} morg. Die Öffnung der Blüte ist fast verschlossen. Um 2 Uhr nachm. hat sie sich ganz geschlossen und 6 Uhr abds. haben sich die Kronblätter noch etwas dichter zusammengelegt.

24. Sept. 8^{00} morg. Die geschlossene Blütenknospe zieht sich immer enger zusammen. Die Blumenblätter sind links konvolutiv gefaltet. Der Außenkelch spreizt sich ab und fängt an zu vertrocknen. Die Kronblätter legen sich im Laufe des Tages noch enger aneinander.



Fig. 5.

25. Sept. 8^{00} morg. Die verblühte Knospe zeigt eine dunklere Farbe als ursprünglich, an der Krone treten lederfarbige vertrocknete Flecke auf; der Verfall tritt deutlich hervor, trotzdem zieht sich das abgeblühte Organ noch mehr zusammen, wie die Fig. 5 zeigt, die Form ist konisch. Um 9 Uhr abends fällt die ganze Krone samt Staubfäden und Griffel in der gezeichneten Weise ab. Von der Griffelsäule bleibt ein 3 bis 5 mm langes Basalstück stehen. Der Innenkelch schließt sich nach der Ablösung sofort und schlägt seine Zipfel ganz über die Früchte. In dieser Lage vertrocknet er bis zur Reife der Samen. Die verblühten Knospen sind immer links konvolutiv. Das Abblühen dieser Blüte im allgemeinen verläuft

also folgendermaßen: In den drei ersten Blühtagen haben wir eine fortschreitende Öffnungsbewegung, wobei die Blumenblätter noch bedeutend wachsen, dann beginnt die Schließbewegung, mit der zugleich das Abblühen verknüpft ist. Dieser Vorgang dauert 5 Tage, dann fällt die wie in der Knospenlage links konvolutiv geschlossene Krone in ziemlich verwelktem Zustande ab.

Althaea taurinensis.

Bei den Blüten dieser Art entwickeln sich die Griffel zu gleicher Zeit wie die Antheren, ja ehe diese geöffnet sind, ragen die Griffelspitzen schon über den Antherenkegel hinaus und zur Zeit der Anthese ist die Griffelsäule 4 bis 5 mm länger als der Antherenkegel, dieser verstäubt von der Spitze abwärts, eine Einrichtung, durch die Autogamie verhindert wird, denn wenn sich später die Griffel abwärts krümmen, dann sind die oberen Antheren schon verstäubt. Das sonstige Verhalten beim Abfallen usw. ist wie bei *A. rosea.*

Bei *A. officinalis* bleibt auch der Außenkelch zunächst am Leben und stirbt erst mit dem Innenkelch bis zur Reife der Frucht ab.

Callirhoë pedata.

Die beobachtete Blüte hat sich am 29. Sept. geöffnet und fängt am 3. Okt. mit dem Verblühen an, indem sie sich nur mehr halb entfaltet. Am Morgen dieses Tages erscheinen erst die Griffel an der Spitze des Antherenkegels. Gegen Abend schließen sich die Blumenblätter noch mehr und am 4. Okt. sind sie fast ganz geschlossen. Am 5. Okt. endlich schließt sich die Krone vollständig und zwar legen sich die Kronblätter wieder so zusammen wie in der aufgehenden Knospe; hier kommen sowohl rechts wie links konvolutive geschlossene Kronen vor. In der Nacht vom 5. auf 6. Okt. fällt das ganze Gebilde samt Staubfäden und Griffel in stark verwelktem Zustande ab, die Griffel wieder ein kurzes Basalstück hinterlassend. Der Kelch schließt sich nicht über den reifenden Früchten, der Außenkelch fehlt hier.

Beim Verblühen tritt uns die ausgeprägte Protandrie entgegen. Von Interesse ist hierbei, daß in dieser dichogamen Blüte das männliche Stadium mit der entfalteten Blumenkrone, das weibliche schon mit dem Verfall zusammenhängt.

Malope trifida.

Die Blütendauer beträgt hier 3 bis 6 Tage. Gegen Witterungseinflüsse sind diese Blüten gar nicht empfindlich, sie bleiben bei

Regen offen, schließen sich auch über Nacht nicht. Das Welken der Krone tritt erst nach dem Schließen ein, sie bleibt noch ein paar Tage am Fruchtknoten sitzen und fällt dann stark verwelkt ab. Auch hier haben wir rechts und links gedrehte Knospen. Der Kelch schließt sich über den Früchten und stirbt bis zu deren Reife ab.

Hibiscus trionum.

Bei hellem, sonnigem Wetter öffnen sich die Blüten um 9 Uhr morg. und sind gegen 1 Uhr nachm. schon wieder vollständig und für immer geschlossen. An trüben Tagen entfalten sie sich erst gegen Mittag und schließen sich ungefähr gegen 4 bis 5 Uhr nachm. Die Blütendauer beträgt nur 3 bis 4 Stunden. Nach Kerner[1]) sind die Blüten von 8 bis 12 Uhr offen. Solange die Krone entfaltet ist, steht der Blütenstiel aufrecht, nach dem Schließen beginnt er sich zu krümmen, so daß am andern Morgen die geschlossene Blüte schief nach oben oder schon horizontal gerichtet ist. Das Abfallen der Blumenblätter wird dadurch begünstigt, es erfolgt 1 bis 2 Tage nach dem Aufblühen. Wieder haben wir rechts und links konvolutive Knospen. Der Kelch bleibt erhalten, schließt sich über den Früchten und ist bei deren Reife abgestorben und vertrocknet.

b) Kelch ebenfalls abfallend.

Untersucht wurden *Cruciferae*, *Berberidaceae*, *Onagraceae*, einige Gattungen der *Ranunculaceae* und *Portulaca grandiflora*.

Cruciferae.

Cardamine pratensis.

Das Öffnen der Blüten dieser Art erfolgt im Laufe des Vormittags. Gegen 6 Uhr abds. sind die Blumenblätter halb geschlossen, über Nacht schließen sie sich vollständig und öffnen sich am andern Morgen nicht mehr. Am dritten Tage nach dem Aufblühen werden die Kelchblätter gelblich, der Verfall teilt sich den Blumenblättern mit, die 4 bis 5 Tage nach dem Öffnen samt Staubfäden und Kelch stark gewelkt abfallen.

Raphanus maritimus.

Die Blütendauer beträgt hier 2 bis 3 Tage. Wiederum zeigt der Kelch die ersten Anzeichen des Verblühens, er wird schon am

1) Kerner, Pflanzenleben.

2. Tage gelblich, am nächsten ist er ganz gelb; die Blumenblätter bleiben geschlossen und fangen ebenfalls zu welken an. Bald darauf fallen sie samt Staubfäden und Kelch ab.

Ganz ähnlich verhält sich *Raphanus caudatus*, überhaupt alle Cruciferen mit Ausnahme von *Alyssum calicinum*, wo der Kelch nicht abfällig ist (vgl. auch **Reiche**).

Ranunculaceae.

Beobachtet wurden *Caltha palustris*, *Ranunculus* usw.

Caltha palustris.

Nach dem Aufblühen wachsen die Perigonblätter noch ganz bedeutend; die Antheren öffnen sich von innen nach außen, d. h. die inneren Staubgefäße sind zuerst entwickelt. Am 4. Blühtage sind auch die Antheren der äußeren Staubgefäße verstäubt. Am Perigon treten schwache Welkerscheinungen auf. Am folgenden Tage beginnen die Staubfäden zu vertrocknen und zwar die äußeren zuletzt entwickelten zuerst; die Blütenhülle zeigt weißliche vertrocknete Flecken; die einzelnen Hüllblätter fallen in unregelmäßigen Zwischenräumen ab, während die Staubfäden sich erst in den nächsten Tagen allmählich ablösen.

Portulacaceae.

Portulaca grandiflora.

Das Aufblühen dieser sehr hinfälligen Blüten beginnt bei hellem Sonnenschein morg. gegen 8 bis 9 Uhr, das endgültige Schließen schon um 1 Uhr mittags, bei trübem Wetter jedoch erst gegen 5 Uhr nachm., bei Regen öffnet sich keine Blüte. Kurze Zeit nach dem Schließen beginnt der Verfall durch Austreten des Zellsaftes und die ganze Korolle zerfließt zu einer schleimigen Masse (**Eichler**). Sie klebt am Fruchtknoten fest, wird aber nach einigen Tagen samt Kelch und Griffel abgelöst, da Kelchblatt, Blumenblatt und Staubfäden am Grunde miteinander verwachsen sind. Die Desorganisation der Blumenblätter geht so rasch vor sich, daß sie schon am Tage nach dem Aufblühen fast vollständig vertrocknet sind.

Onagraceae.

Beobachtet wurden *Oenothera Lamarckiana, Epilobium angustifolium, Claukia elegans, Cl. pulchella.*

---

1) **Eichler**, Blütendiagramme.

Oenothera Lamarckiana.

Die Blüten öffnen sich regelmäßig von 8 bis 9 Uhr abds. und zwar erfolgt das vollständige Aufblühen in weniger als einer halben Minute. Je nach der Blütezeit ist eine verschiedene Blütendauer und ein etwas abweichendes Verhalten zu beobachten. Zu Anfang derselben, Ende Juli, ist die Krone nur eine Nacht geöffnet, am nächsten Morgen beginnt schon der Verfall, die Blumenblätter schließen sich langsam, dabei verblaßt die frische gelbe Farbe. Die Kelchzipfel behalten nach der Öffnungsbewegung ihre alte Lage. Die Schließbewegung der Kronblätter dauert den ganzen Tag, sie legen sich aber nicht mehr dicht zusammen infolge der frühen Desorganisation. Nach 1 bis 2 Tagen fallen Krone und Kelch samt Staubfäden und dem Griffel stark vertrocknet vom Fruchtknoten ab. Gegen Ende der Blütezeit, Anfang Oktober, verläuft nun das Abblühen langsamer, wahrscheinlich infolge der niedrigeren Temperatur. Am ersten Tage zeigen die Blumenblätter gegen Abend eine schwache Schließbewegung; merkwürdig ist, daß die Narbenschenkel sich erst im Laufe des Tages auseinanderspreizen. Am nächsten Morgen ist die Blüte nur wenig weiter geschlossen, der deutliche Verfall wird erst mittags sichtbar, dann beginnen die Seitenränder der Blumenblätter sich einzuschlagen, ihre Farbe verblaßte und am Abend ist die Krone vollständig geschlossen. Der weitere Verlauf ist schon oben beschrieben.

Epilobium angustifolium.

Beim Verblühen schließen sich sowohl Kelchzipfel als Blumenblätter und zwar führen die Kelchzipfel die Schließbewegung schneller aus, so daß sie in der unvollständig geschlossenen Blüte mit ihrer größeren Länge noch innerhalb der Kronblätter stehen. Ob dieser Vorgang aktiv, mit Wachstum verbunden, ist nicht genau untersucht worden. Die Ablösung geschieht wie bei der vorigen Art.

Berberidaceae.

Epimedium pinnatum.

Die äußeren als Kelch betrachteten Hüllblättchen fallen schon mit dem Öffnen der Blüte ab, nach dem Aufblühen führen die Organe keinerlei Bewegung mehr aus, sie welken in allen Teilen fast gleichmäßig und lösen sich in etwas verschrumpftem Zustande ab.

B. Sympetalae.

I. Blüten mit abfallenden Kronen und Staubfäden.
  1. Abfallen der Blumenkrone ohne vorheriges Welken.
  2. Abfallen der Blumenkrone mit vorhergehendem Welken.
    a) Kelch bleibend.
      α. Die Krone löst sich dicht an der Ansatzstelle ab.
      β. Die Krone hinterläßt ein kurzes Basalstück.
    b) Kelch ebenfalls abfallend.
      α. Der Kelch und die Krone lösen sich dicht an der Ansatzstelle ab.
      β) Der Kelch und die Krone hinterlassen ein kurzes Basalstück.

II. Blüten mit am Fruchtknoten vertrocknenden Korollen, die sich nie ablösen oder sehr spät durch den wachsenden Fruchtknoten abgetrennt werden.

I. Blüten mit abfallenden Kronen und Staubfäden.

1. Abfallen der Blumenkronen ohne vorheriges Welken.

Untersucht wurden *Asperifoliaceae*, *Scrophulariaceae*, *Gesneriaceae* und *Acanthaceae*.

Asperifoliaceae.

Von dieser Familie wurden beobachtet *Borago officinalis*, *Echium vulgare*, *Symphytum officinale*, *Anchusa italica* usw. Als näher behandeltes Beispiel möge *Borago officinalis* dienen.

Borago officinalis.

Die Blütendauer beträgt hier 1 bis 2 Tage, durch Kastrieren kann sie etwas verlängert werden, wie angestellte Versuche ergeben.

30. Juli. Von 6 zu gleicher Zeit entfalteten Blüten werden 4 kastriert. Wie bekannt, ist die Farbe der Blumenblätter beim Öffnen rötlich, geht aber im Laufe des Tages in blau über. Die 6 beobachteten Blüten sind alle gleich weit geöffnet ohne Unterschied.

31. Juli 7^{00} morg. Die Krone einer der nicht kastrierten Blüten ist abgefallen, um 10 Uhr morg. auch die der zweiten und eine der kastrierten; bis 3 Uhr nachm. lösen sich zwei weitere Kronen ab, während die letzte erst am anderen Tage abends 7 Uhr abgeworfen wird. Die Ablösung sämtlicher Kronen erfolgt in vollständig unverwelktem Zustande. Um nun festzustellen, welche

Ursachen das Abfallen bewirken, werden einige Versuche gemacht. Zum besseren Verständnis haben wir jedoch vorher noch einen Blick auf die Gestalt der Krone an der Basis zu werfen. Ihre Ansatzstelle ist sehr dünn, darüber aber erweitert sie sich auf der Innenseite wulstartig (Reiche), der Ringwulst liegt dem Fruchtknoten dicht an, wirkt also bei einem Druck von außen gewissermaßen als Hebel. Nach dieser kurzen Erläuterung gehen wir zu den Versuchen über.

Versuch 1. Bekanntlich sind in einer normal entfalteten Blüte die Blumen- und Kelchblätter fast scheibenförmig ausgebreitet (Taf. V, Fig. 13). Schneiden wir nun letztere ab, gleichgültig ob an einer ganz jungen oder schon etwas älteren Blüte, so schlagen sich die Blumenblattzipfel sehr weit zurück, sie nehmen also die Lage ein, die sie normalerweise nach der Ablösung haben (Taf. V, Fig. 14 u. 15).

Versuch 2. Löst man eine Korolle ab, was durch leichten Zug oder Druck einfach zu machen ist, so führt der Kelch meist sofort eine fast vollständige Schließbewegung aus. Wenn er sich nicht sofort schließt, dann geschieht es stets in der nächsten Stunde.

Versuch 3. Entfernt man in einer aufblühenden Knospe vorsichtig die Blumenblätter, so öffnet sich der Kelch nie, das Öffnen seiner Zipfel wird offenbar nur durch die Krone bedingt.

Aus diesen Versuchen geht deutlich hervor, daß zwischen Kelch- und Blumenblättern schon während der Blühzeit immer eine Spannung herrscht, da ihre Bewegungsrichtung gerade entgegengesetzt ist.

Wie wir gesehen haben, lassen sich künstlich durch geringen Druck von außen die Blumenblätter, ja sogar noch nicht ganz geöffnete Kronen, ablösen. Dieser Umstand hängt mit dem besprochenen Bau ihrer Basis zusammen. Unter normalen Verhältnissen wird nun der Druck vom Kelche ausgeübt, die Wirkung wird noch verstärkt durch das von Reiche allein berücksichtigte Wachstum des Fruchtknotens. Weiter ist noch auf einen Punkt hinzuweisen, der aber erst später näher besprochen werden soll, auf die Tatsache, daß an frisch abgelösten Kronen an beiden Trennungsflächen die Zellen unverletzt und gegeneinander vorgewölbt sind. Daraus und aus dem Zurückschlagen der Blumenblattzipfel nach der Ablösung ist zu schließen, daß im Innern der Krone noch Wachstum stattfindet und zwar auf der Innenseite ein stärkeres als auf der Außenseite, wodurch das Loslösen und Auseinanderweichen des Zellgewebes

begünstigt wird. Durch das Zusammenwirken der hier angeführten Bedingungen wird nun das rasche Abfallen der Krone verursacht, genau betrachtet, beruht alles auf Wachstum. Es mag noch erwähnt werden, daß nach Kubart die Ablösung der Korollen durch gesteigerte Turgorspannung, die durch Säuren noch gefördert wird, erfolgt.

Bei den anderen untersuchten Arten ist das Verhalten der Kronen wegen ihrer abweichenden Gestalt etwas verschieden, sie bilden Röhren und nur die äußersten Enden sind flach ausgebreitet. Auch hier kann die Ablösung der Kronen durch geringen Druck künstlich erzielt werden mit Ausnahme von *Echium vulgare*, wo der Ringwulst am Grunde der Kronröhre nur schwach ausgebildet ist.

Der Kelch bleibt stets erhalten und wächst nach dem Abfallen der Krone noch ziemlich bedeutend. Der Griffel vertrocknet am Fruchtknoten und wird erst spät abgestoßen.

Scrophulariaceae.

Scrophularia nodosa.

Drei bis vier Tage nach dem Aufblühen fällt die Krone samt Staubfäden in vollständig frischem Zustande ab. Griffel und Kelch bleiben, letzterer legt sich dicht an den Fruchtknoten an und umschließt ihn gänzlich. Der Blütenstiel krümmt sich empor, bis der Fruchtknoten aufrechte Lage hat. Der Griffel vertrocknet sehr bald von der Spitze an abwärts.

Digitalis purpurea.

Die Krone samt Staubfäden fällt unverwelkt ab, ohne vorher irgendwelche Bewegung auszuführen. Der Griffel bleibt am Fruchtknoten sitzen und vertrocknet langsam. Der Kelch verharrt noch längere Zeit im Zustande aktiven Wachstums. Der Blütenstiel krümmt sich nach der Befruchtung empor, bis der Fruchtknoten senkrecht steht.

Einige Scrophulariaceen zeigen vor dem Abfallen der Krone schwache Verblüherscheinungen, wie z. B. *Veronica*, hier treten an den Kronblättern entfärbte Flecken auf, *Verbascum* zeigt ein leichtes Einschrumpfen der Ränder der Blumenblätter usw.

Verbenaceae.

Verbena officinalis.

Die Blüten dieser Art öffnen sich morg. und fallen bei günstiger Witterung nachm. von 2 bis 3 Uhr gänzlich unverwelkt ab.

Gesneraceae.

Gesneria cinnabarina.

Die aufgeblühten Kronen fallen ganz frisch ab, es kommt sogar vor, daß sie sich vor der Entfaltung schon ablösen. Künstlich läßt sich die Ablösung durch ganz schwachen Druck auf beide Seiten der Krone selbst bei ganz jungen Knospen erzielen.

Acanthaceae.

Aphelandra aurantiaca. Die Blütendauer beträgt hier 1 bis 2 Tage, dann fällt die Krone ohne Verblüherscheinungen ab.

2. Abfallen der Blumenkrone mit vorhergehendem Welken.

a) Kelch bleibend.

α. Die Krone löst sich dicht an der Ansatzstelle ab.

Polemoniaceae.

Cobaea scandens.

Die biologischen Verhältnisse der Blüten dieser Art wurden zwar von Behrens (Flora 1880, Band 38) beschrieben, unsre Beobachtungen stimmen jedoch nicht ganz mit seiner Darstellung überein und es dürfte daher begründet sein, den ganzen Blühverlauf dieser biologisch interessanten Blüte an einem Beispiele genau zu beschreiben.

18. Sept. Die Blüte ist schwach geöffnet, die Staubgefäße sind noch ganz in der Krone geborgen.

19. Sept. 8^{00} morg. Die Krone ist etwas weiter geöffnet, die Farbe grün, die Staubfäden liegen am unteren Rande der Kronröhre und zwar sind alle noch gleich lang, die Antheren geschlossen. Der Griffel ist zunächst unter den Staubgefäßen verborgen.

10^{00} morg. Die beiden äußeren Staubfäden fangen an schneller zu wachsen, während die drei andern sich kaum merklich verlängern.

3^{00} nachm. Die Filamente dieser beiden Staubgefäße haben sich an der Spitze so gekrümmt, daß die Antheren aufrecht stehen.

Um 6^{00} abds. sind die beiden äußeren Staubfäden 1 cm länger als die drei inneren. Die Antheren stehen gerade vor der Mitte der Blütenöffnung. Um 6^{30} abds. beginnen sie an der Seite in einem Längsriß aufzuspringen und sind bis 7^{30} abds. vollständig mit Pollen bedeckt. Im Laufe dieses Tages hat sich auch die Krone noch

etwas vergrößert und die Kronblattzipfel sind auf der Innenseite rötlich angehaucht.

20. Sept. 8^{00} morg. Die beiden langen Staubfäden haben sich an der Spitze stärker gekrümmt, so daß ihre Antheren wagrechte Lage einnehmen. Die Filamente der drei inneren Staubgefäße sind zwar etwas gewachsen, ihre Antheren liegen aber noch parallel zur Kronröhre und sind noch geschlossen. Die Farbe der Krone ist schwach violett, die Innenseite jedoch stärker gefärbt. In der Blüte wird viel Nektar erzeugt; ein leichter Stoß bewirkt oft das Abfallen von 2 bis 3 Tropfen der am Grunde der Krone unter den Staubblatthaaren verborgenen Flüssigkeit. Der Griffel ist so lang wie die Filamente der drei mittleren Staubgefäße. Die Krone selbst hat sich noch ziemlich vergrößert. Im Laufe des Tages machen nun die drei mittleren Staubfäden denselben Entwicklungsgang durch wie die beiden äußeren am vorhergehenden Tage. Die Filamente der letzteren krümmen sich mehr und mehr und verkürzen sich außerdem noch durch wellige Schlängelung. Um 6^{00} abds. stehen die Antheren der drei inneren Staubgefäße vor der Mitte des Blüteneinganges, die Filamente sind fast 1 cm länger als die der äußeren Staubfäden, die sich etwas nach außen krümmen und dadurch immer mehr dem Rande der Kronröhre nähern; sie haben auch eine schwache violette Färbung erhalten. Der Griffel ist abds. 6^{00} noch ganz gerade gestreckt, die Narbe noch nicht entwickelt. Die Farbe der Krone ist auf der Innenseite vollständig violett, auf der Außenseite bis zu der Verengerung weniger stark und von da an grün.

6^{15} abds. Die Antheren der drei inneren Staubgefäße springen auf und sind bis 7^{00} ganz mit Pollen bedeckt.

21. Sept. 7^{00} morg. Die drei mittleren Staubfäden haben über Nacht eine schwach violette Färbung erhalten, sie sind an der Spitze so stark gekrümmt, daß die Antheren wagerecht liegen, ihr Verhalten den Tag über ist wie das der beiden äußeren am vorigen Tage. Letztere haben sich soweit verkürzt, daß ihre Antheren am inneren Rande der Krone liegen. Der Griffel ist inzwischen sehr gewachsen und sieht weit über die Staubgefäße hinaus, die Narbenschenkel sind aber noch nicht gespreizt. Um 3^{30} nachm. beginnt er sich zu heben, ohne sich zunächst zu krümmen.

22. Sept. 7^{00} morg. Über Nacht haben sich die Narbenschenkel auseinandergespreizt, der Griffel hat sich dabei an der Spitze emporgekrümmt, so daß die Narbenschenkel ungefähr in der Mitte der Blütenöffnung stehen. Die Antheren und die Narbe

wechseln also in dieser Lage nacheinander. Erstere sind nur wenig mehr mit Pollen bedeckt und die Filamente verkürzen sich durch wellige Schlängelung immer stärker und schrumpfen ein. Sämtliche Staubgefäße liegen nun völlig in der Kronröhre am untern Rande derselben.

9^{30} morg. Die Narbe wird bestäubt.

2^{00} nachm. Die Krone fängt an zu welken, die Kronzipfel neigen sich zusammen, die Haare am Grunde der Staubgefäße legen sich an die Filamente an. Die Kronröhre verengt sich gegen Abend noch mehr.

23. Sept. 7^{00} morg. Die Filamente sind zu dünnen, welligen Fäden eingeschrumpft, sie liegen ganz in der Kronröhre. Der Griffel ist an der Spitze noch etwas stärker nach oben gekrümmt, die Öffnung der Blüte nur noch halb so groß wie in dem vollständig geöffneten Organ, außerdem hat sich der Blütenstiel so gekrümmt, daß die Blüte fast senkrecht nach unten gewandt ist. Die Ränder der Kronzipfel sind seitlich eingebogen. An der Krone treten die Rippen der stärkeren Gefäßbündel deutlich hervor.

8^{00} morg. Die Krone samt Staubfäden fällt in dem oben geschilderten Zustande ab, ohne vorher irgendwelche weitere Bewegung auszuführen. Der Griffel mit den noch ausgebreiteten Narbenschenkeln bleibt am Fruchtknoten sitzen. Der Kelch bleibt ebenfalls erhalten, er schließt sich bei befruchteten Blüten ganz langsam über dem Fruchtknoten, von dem er aber später bei seinem Wachstum wieder geöffnet wird; bei nichtbefruchteten Blüten schließt er sich nicht und stirbt samt Fruchtknoten und Griffel langsam ab. Der Blütenstiel ist beim Abfallen der Krone so gekrümmt, daß der Griffel gerade nach unten gerichtet ist, nun setzt sich die Krümmungsbewegung fort und schon um 4 Uhr nachm. ist sie so weit vorgeschritten, daß die Richtung des Griffels wagrecht nach innen gegen die Ansatzstelle des Blütenstiels gewandt ist. Damit hat die Bewegung nicht ihr Ende erreicht, sondern nun krümmt sich der bisher gerade Teil des Blütenstiels dicht über der Ansatzstelle des Kelches nach abwärts, so daß das Organ in seinem äußeren Teile ungefähr S-förmige Gestalt erlangt. Weiter krümmt es sich nicht mehr. Diese doppelte Krümmung erfolgt, gleichviel ob die Blüte befruchtet ist oder nicht, ein Unterschied zwischen beiden Fällen konnte nicht beobachtet werden.

Außer solchen Blüten, die zuerst 2 Staubgefäße entwickeln, und die übrigen 24 Stunden später, finden sich auch solche, die zu-

erst nur ein Staubgefäß, dann wieder solche, die zuerst drei oder vier und endlich solche, die alle fünf Staubgefäße zu gleicher Zeit ausbilden und auch ihre Antheren zugleich öffnen. Bei den ersteren tritt immer das rasche Wachstum der geförderten Staubfäden wie in dem oben beschriebenen Falle ein, auch das sonstige Verhalten ist ganz gleich. Die Antheren öffnen sich immer abends von 6 bis 7 Uhr, so daß bei den Blüten mit vorauseilenden Staubgefäßen 24 Stunden zwischen dem Aufspringen derselben liegen. Das rasche Wachstum der Filamente erfolgt erst gegen 11 Uhr morg. und hat mit dem Öffnen der Antheren sein Ende erreicht, über Nacht verlängern sich die zunächst kürzer gebliebenen Filamente nur wenig.

Einige Blüten werden beobachtet, bei denen sich zuerst ein, dann zwei und am dritten Tage wieder zwei Staubgefäße entwickeln, doch sind sie im Verhältnis zu den anderen selten. Das übrige Verhalten ist gleich. Autogamie wird verhindert durch Selbststerilität.

Phlox acuminata.

Die Farbe der Blüten verblaßt vor dem Abfallen. Kelch und Griffel bleiben erhalten, letzterer vertrocknet sehr bald.

Convolvulaceae.

Ipomoea purpurea.

Die Dauer dieser gegen Witterungseinflüsse sehr empfindlichen Blüte beträgt nur einen Tag. Das Aufblühen erfolgt schon am frühen Morgen (Kerner). Das Schließen beginnt bei hoher Temperatur um 11 Uhr morg. und ist bis 2 Uhr nachm. vollendet. Es vollzieht sich in sehr charakteristischer Weise (Taf. V, Fig. 16 u. 17); zunächst schlägt sich der äußere Rand der Krone ein, bis die ganze Öffnung der Blüte verschlossen ist (Fig. 16), dann rollen sich die Kronzipfel noch weiter ein, wobei hauptsächlich ihre Mittelnerven beteiligt sind, und zuletzt erhält die Blüte die in Fig. 17 dargestellte Form. In diesem Zustande fällt sie andern Tages etwas gewelkt ab samt Griffel und Staubfäden. Vom Griffel bleibt ein kurzes Basalstück zurück. Der Kelch schließt sich zunächst über der Frucht, bis er durch deren Wachstum später wieder geöffnet wird.

Verbenaceae.

Clerodendron Thomsoni.

Die Kronzipfel zeigen am dritten Tage nach dem Aufblühen Welkerscheinungen, die Farbe wird dunkler und am vierten bis

fünften Tage löst die Krone sich ab samt den eingerollten Staubfäden. Der Griffel bleibt. Bei den im Gewächshaus beobachteten Blüten tritt nie Befruchtung ein und so fällt bald nach der Krone auch der Kelch samt Fruchtknoten und Blütenstiel ab.

Labiatae.

Die Labiatenblüten zeigen wenig Unterschiede im Verblühen, ihre Kronen fallen in mehr oder minder stark gewelktem Zustande ab.

Solanaceae.

Physalis Alkekengi.

Die Krone samt Staubgefäßen fällt wenig verwelkt ab, der Griffel bleibt und vertrocknet an der Frucht. Der Kelch vergrößert sich wie bekannt noch nachträglich sehr bedeutend und schließt sich vollständig. Er hat bei der Reife der Frucht eine schön rote Farbe und ist ungefähr zu der 8fachen Größe herangewachsen, die er zur Zeit des Blühens besitzt. Entfernt man in einer befruchteten Blüte den Fruchtknoten, so hört auch der Kelch mit seinem Wachstum auf, beide stehen also hinsichtlich ihres Wachstums in innerem Zusammenhange.

Nicandra physaloides.

Die Kronblattzipfel schließen sich kurze Zeit vor dem mit geringen Welkerscheinungen erfolgenden Abfallen. Bald darauf löst sich auch der Griffel ab. Der Blütenstiel krümmt sich nach der Ablösung der Krone abwärts, bis die Frucht senkrecht nach unten gewandt ist. Der Kelch schließt sich ganz und wächst bekanntlich noch so bedeutend, daß er sechs- bis siebenmal so lang ist als zur Blütezeit. Bei der Reife der Beere ist er vertrocknet.

β. Die Krone hinterläßt ein kurzes Basalstück.

Solanaceae.

Nicotiana purpurea.

Das Verblühen beginnt 4—5 Tage nach dem Öffnen, indem an der Krone vertrocknete Flecken auftreten und die Farbe verblaßt. Die Staubfäden krümmen sich in die Kronröhre zurück. Nach weiteren 3–4 Tagen ist das ganze Organ fast vollständig desorganisiert und die Ablösung erfolgt unter Hinterlassung eines kurzen Basalstückes.

Ähnliche Verhältnisse haben wir bei *Nicotiana Tabacum, N. alata, Salpiglossis, Petunia* usw. Bei allen wächst der Kelch noch nachträglich, aber nur soweit, daß er die Hälfte des Fruchtknotens bedeckt.

Scrophulariaceae.

Browallia grandiflora.

Das Abblühen wird angedeutet durch einzelne weißliche Flecken auf der Krone, die sich rasch vermehren und vergrößern, bald löst sich auch die Krone ab.

b) Kelch ebenfalls abfallend.

α. Der Kelch und die Krone lösen sich dicht an der Ansatzstelle ab.

Cucurbitaceae.

Cucurbita Pepo.

Die männlichen Blüten verhalten sich bei den verschiedenen Varietäten fast gleich ohne bemerkenswerte Unterschiede. Sie blühen in der Regel nur einen bis zwei Tage und verwelken von der Spitze abwärts, rollen sich dabei etwas ein, aber nicht regelmäßig und gleichartig wie z. B. *Ipomoea.* Die Gefäßbündel treten stark hervor und nach dem 3. bis 4. Tage fallen sie samt dem Kelch dicht an der Ansatzstelle am Blütenstiel ab. Dieser selbst bleibt zunächst noch erhalten und vertrocknet langsam von der Spitze an.

Die weiblichen Blüten der verschiedenen Varietäten verhalten sich nicht ganz übereinstimmend beim Ablösen der Korolle und des Griffels. Das Verblühen der Krone zeigt auch hier keine großen Unterschiede. Die Kronzipfel rollen sich unregelmäßig ein, manchmal auch nach außen, die Gefäßbündelstränge treten scharf hervor und das sie umgebende Gewebe tritt in Zersetzung ein. Nach 2 bis 3 Tagen erscheint an der Ansatzstelle dicht über dem Fruchtknoten ein Querriß, der immer größer wird, bis zuletzt die ganze Krone samt Kelch sich ablöst. Bei der einen Art fällt nun der Griffel kurz nachher ebenfalls ab, bei einer anderen dagegen bleibt er bis zur Samenreife erhalten und nur die Narben vertrocknen. Bei der Varietät „Türkenbund“ treten am Grunde von Kelch und Krone vor der Ablösung zuerst Längsrisse auf, aus denen ein klebriges Sekret ausfließt; dann erst erscheint der Querriß, der die Krone zum Abfallen bringt. Bei dieser Varietät sind Krone und Kelch etwas oberhalb der Mitte des Fruchtknotens festgewachsen, so daß nach der Ablösung der letztere wie in zwei Teile geteilt erscheint, einen kleineren oberen und einen größeren unteren. Der kurze Griffel erhält sich, von der vertrocknenden Narbe abgesehen, bis zur Samenreife.

β. Der Kelch und die Krone hinterlassen ein kurzes Basalstück.

Solanaceae.

Datura Tatula.

Am 3. Tage nach dem Aufblühen bleibt die Blüte geschlossen. Am Kelche sieht man sehr deutlich die Stelle der Ablösung als eine hellere Linie sich abheben, über dieser beginnt er gelblich zu werden, im Laufe des Tages sterben auch seine Zipfel ab. Den nächsten Morgen sind Kelch und Krone etwas eingeschrumpft, das Loslösen des ersteren hat begonnen, man sieht mit bloßem Auge, daß das Gewebe an dieser Stelle mazeriert ist. Um 5 Uhr nachm. sind sowohl Kelch wie Krone abgelöst. Das zurückgebliebene Kelchstück krümmt sich wie bekannt nach hinten, wächst noch bedeutend, besonders in die Dicke, und umgibt den Fruchtstiel wie ein Kragen.

Alle Vertreter der Gattung *Datura* verhalten sich ähnlich.

II. Blüten mit am Fruchtknoten vertrocknenden Korollen, die sich nie ablösen oder sehr spät durch den wachsenden Fruchtknoten abgetrennt werden.

Campanulaceae.

Bei allen Campanulaceen vertrocknen die Kronen ganz am Fruchtknoten, ohne sich je abzulösen. Die Kelchzipfel bleiben erhalten und erreichen bei *Specularia* durch nachträgliches Wachstum eine bedeutende Länge.

Es dürfte nicht überflüssig sein, hier eines Versuches zu erwähnen, der mit ausgesprochen glockigen Campanulaceen-Blüten wie *Codonopsis ovata*, *Symphyandra Hoffmannii*, *Campanula carpatica* angestellt wurde. Trennt man nämlich die 5 Kronblätter in den Kommissuren durch Längenschnitte, so krümmen sich die freigewordenen Teile alsbald weit bogenförmig nach außen, so zwar, daß die Blüte nun horizontales Aussehen erhält (Taf. V, Fig. 18 *a*, *b*). Der Versuch lehrt, daß auf der Innenseite der sich entfaltenden Krone ein stärkeres Wachstumsbestreben und entsprechende Spannung herrscht als auf der Außenseite. Werden die Teile getrennt, so schlagen sie sich infolgedessen zurück. Eine Schließbewegung führen diese aufgeschnittenen Blumenblätter nicht aus, sondern sie vertrocknen von der Spitze an nach abwärts.

Es mag beigefügt werden, daß man bei *Atropa Belladonna* durch den gleichen Versuch denselben Erfolg erzielt.

Gentianaceae.

Menyanthes trifoliata.

Beim Verblühen neigen sich die Kronzipfel zusammen, die Kronröhre wird bauchig, aufgedunsen; dann aber tritt vollständiges Absterben und Vertrocknen der Krone und Staubgefäße ein, bis jene zuletzt als ein dünnes Häutchen den Fruchtknoten überzieht und von diesem durch sein Wachsen zerrissen wird. Der Kelch bleibt erhalten und wächst noch nachträglich um ein geringes.

Gentiana lutea.

Die ausgebreiteten Blumenblätter schließen sich beim Verblühen nicht, sondern vertrocknen in ihrer Lage und verbleiben an der Achse bis zur Samenreife.

Gentiana Burseri.

Beim Abblühen schließen sich die Kronzipfel zusammen, wie in der aufgehenden Knospe, bleiben aber, abgesehen davon, daß sie gelbliche Farbe annehmen, frisch bis zur Samenreife. Hier vertritt die Krone die Stelle des Kelches, der nur als ein feines dünnes Häutchen vorhanden ist.

Ebenso verhalten sich *Gentiana asclepiadea*, *G. decumbens*, *G. brevidens* und *G. scabra*.

Histologisches.

Meine Untersuchungen erstrecken sich nur auf die histologische Beschaffenheit der Ablösungsstelle der Blumenblätter bezw. Kronen. Darüber liegen die Arbeiten von Reiche[1]) und Kubart[2]) vor, die in nachfolgendem noch etwas ergänzt werden sollen.

Wir beginnen gemäß unserer Einteilung mit der Betrachtung derjenigen Blüten, deren Korollen sich unverwelkt ablösen.

Gesneria cinnabarina. Die Fig. 19 der Taf. VI zeigt einen Längsschnitt durch die Basis der Blumenkrone einer noch nicht geöffneten Knospe. Es fällt daran die starke Anschwellung und

---

1) C. Reiche, Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüten während der Entwicklung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1885.

2) B. Kubart, Die organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die Mohlsche Trennungsschichte. Sitzungsber. der k. k. Akademie der Wissensch. in Wien, 1906.

dann wieder die plötzliche Verengerung gegen die Ansatzstelle hin auf, am Grunde der Krone befindet sich also ein ringförmiger Wulst, der dem Diskus dicht anliegt. Das Zellgewebe an der Ansatzstelle unterscheidet sich von dem benachbarten der Krone und dem der Achse durch die geringe Größe und durch die fast kugelige Gestalt seiner Elemente. Es ist hier eine Trennungsschichte vorhanden, eine Bezeichnung, die wir nur in den Fällen anwenden, in denen die Ablösung in einer Gewebeschichte stattfindet, deren Zellen durch Größe und Gestalt deutlich unterschieden sind. (Näheres über den Terminus „Trennungsschichte" findet man bei Kubart). In unserem Falle nun haben wir eine deutlich erkennbare Zone von zwei bis vier übereinander liegenden Reihen kleiner Zellen, die sehr plasmareich und zum Teil von fast kugeliger Gestalt sind. Diese Schichte ist schon zu erkennen in ganz jungen Blütenknospen.

An Längsschnitten, die sofort nach dem Abfallen sowohl durch die Basis der Krone als durch die Achse gemacht werden, sieht man, daß die beiden Trennungsflächen von kleinen Zellen der Trennungsschichte eingenommen werden, die vollständig unverletzt, turgeszent und vorgewölbt sind.

Linaria vulgaris. Die Ablösung der Krone erfolgt dicht an der Ansatzstelle in einer deutlichen, ungefähr 5 Zellreihen zählenden kleinzelligen Trennungsschichte. Wir haben hier fast dasselbe Bild wie bei *Gesneria* vor uns.

Aphelandra aurantiaca. Auch hier ist eine Trennungsschichte ausgebildet, aber sie ist nicht so leicht erkennbar und so begrenzt wie bei den vorhergehenden Arten. Von dem Gewebe der Achse hebt sie sich durch die Größe ihrer Zellen ab, von dem der Krone dagegen weniger, da hier die angrenzenden Elemente annähernd gleich sind. Nach der Ablösung sind an beiden Trennungsflächen die Zellen unverletzt und vorgewölbt.

Bei allen Blüten, sowohl choripetalen als sympetalen, deren Blumenblätter bezw. Kronen ohne Verblüherscheinungen abfallen, ist eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Trennungszone vorhanden, in der die Ablösung erfolgt. In Übereinstimmung mit Kubart konnte eine Neubildung dieser Schichte nie beobachtet werden.

Für diejenigen Blüten, bei denen der Kelch ebenfalls abfällt, gilt für diesen dasselbe wie für die Blumenblätter.

Nicht so einfach und nicht mehr so gleichartig liegen die Verhältnisse bei den Blüten, deren Kronen vor dem Abfallen mehr oder minder stark welken. Häufig ist zwar noch eine kleinzellige Trennungszone ausgebildet, besonders bei solchen Blüten, deren Kronen nur wenig welken, sie schließen sich an die vorige Gruppe an; in anderen Fällen aber ist das Gewebe an der Stelle der Ablösung nicht oder nur wenig von dem angrenzenden unterschieden (vgl. auch Kubart und Reiche).

Ipomoea purpurea. Die Krone ist an der Basis sehr zart und bildet an der Ansatzstelle eine mehrere Zellreihen mächtige kleinzellige Trennungszone, in der die Ablösung erfolgt.

Clerodendron Thomsoni. Die nur zwei bis drei Zellreihen betragende sehr kleinzellige Trennungsschichte hebt sich scharf ab von den langgestreckten Zellen der Krone und ebenso von dem Parenchym der Achse.

Cobaea scandens. Die Blumenkrone hat an der Basis auf der Außenseite eine starke Einbuchtung, in der das Gewebe den geringsten radialen Durchmesser hat. An einem Längsschnitt durch die Ansatzstelle gewahrt man eine ziemlich breite Zone kleinerer Zellen, die sich jedoch nicht scharf von dem benachbarten Gewebe abheben, nur die Epidermiszellen sind an dieser Stelle, in der die Ablösung erfolgt, sehr klein. Bei frisch abgetrennten Kronen sind an beiden Trennungsflächen die Zellen unverletzt und vorgewölbt.

Magnolia obovata. Die Fig. 20 der Taf. VI stellt einen Längsschnitt dar durch den basalen Teil eines Blumenblattes, das gerade vor dem Abfallen steht. Wir sehen, wie an der Ansatz- und zugleich Ablösungsstelle die Zellen schon zum größten Teil auseinandergewichen sind und das Blatt nur noch an einer Seite festhaftet. Die Zellenelemente, die sich voneinander trennen, unterscheiden sich an Größe nicht von den benachbarten, dagegen fällt der Inhalt der vier obersten Zellreihen der Achse gegen den Riß zu auf; sie alle sind voll von Stärkekörnern, während in den untersten Zellen des sich ablösenden Blumenblattes nur noch vereinzelte Körner beobachtet werden[1]). Hier findet also in den sich abtrennenden Organen eine lebhafte Stoffwanderung nach dem Orte der Ablösung statt. Weiter sehen wir noch an unserm Schnitt sehr deutlich die

1) Kubart gibt an, daß er in diesen Zellen nie Reservestärke fand, er erwähnt zugleich, daß Strasburger bei Laubblättern in den aus dem Verbande gehenden Elementen kleine Stärkekörnchen nachgewiesen hat.

gegenseitige Vorwölbung der auseinanderweichenden Zellen, von denen keine einzige verletzt ist und alle noch turgeszent sind.

Tulipa Gesneriana. Das Gewebe an der Trennungsstelle unterscheidet sich nicht von dem der Achse, wohl aber tritt der Unterschied, was Größe und Gestalt anbelangt, mit dem langgestreckten Parenchym des Perigon- und Staubblattes deutlich hervor. Das Auseinanderweichen der Zellen erfolgt nicht in einer Ebene, sondern sehr ungleich, dabei geraten einzelne Zellen oder Zellreihen ganz aus dem Verbande. Auch hier sind die Elemente beiderseits gegeneinander vorgewölbt und abgerundet, manche haben fast kugelige Gestalt. Die bei *Magnolia* und *Tulipa* beobachteten Vorgänge veranschaulichen den Ablösungsprozeß, der mit einer tiefgehenden Mazeration des Gewebes der Trennungszone verbunden ist, aufs treffendste. Kubart sagt über die Ablösung von Blumenblättern, die sich in noch lebendem Zustande von der Pflanze loslösen: „Der Akt der Loslösung erfolgt durch eine Mazeration des Gewebes der Trennungsschichte. Bei den untersuchten Blüten trat diese Mazeration immer durch die lösende Wirkung von Säuren und eine Steigerung der Turgorspannung ein".

Malvaceae. Die Ablösung der Krone und der Staubblätter erfolgt nach Reiche in keiner Trennungsschichte, damit stimmen auch unsre Untersuchungen überein. Ein Längsschnitt durch den basalen Teil der Krone von *Hibiscus trionum* zeigt dies deutlich. Das Gewebe der Korolle setzt sich ganz gleichartig in das der Achse fort. Auffallend dagegen sind die zahlreichen Luft- und Schleimgänge, die im Parenchymgewebe, aber auch dicht unter der Epidermis verlaufen (vgl. auch Luise Müller)[1]). An einem Längsschnitt durch die Ansatzstelle einer gerade vor dem Abfallen stehenden Krone sieht man nun, daß das Gewebe etwas oberhalb derselben vollständig abgestorben ist, die Schleimgänge sind vertrocknet, die Stelle ist an Alkoholmaterial braun gefärbt.

Bei *Hibiscus trionum* löst sich die Krone nicht wie in den zuletzt besprochenen Fällen durch Wachstum los, sondern es stirbt eine bestimmte Gewebezone an der Basis ab.

Nicotiana Tabacum. Auch hier liegt ein besonderer Fall vor, der schon von Kubart beschrieben ist, dessen Angaben wir noch etwas vervollständigen wollen. Die Ablösung der Krone erfolgt

1) Luise Müller, a. a. O.

nicht dicht an der Ansatzstelle, sondern etwas weiter oben (vgl. auch Kubart). Schon mit bloßem Auge sieht man, wo die Trennung vor sich geht, hier ist die Krone bei älteren Blüten so weich, daß man das Gewebe mit der Messerspitze leicht abschaben kann. Ein Längsschnitt durch den Teil der Ablösung einer dicht vor dem Abfallen stehenden Krone zeigt nun, daß die Elemente einer ziemlich breiten Gewebezone aus dem Verbande gelöst und an Umfang gewachsen sind. Dieser Vorgang beginnt im Parenchymgewebe und hat eine bauchige Anschwellung der Kronröhre zur Folge, bis endlich auch die Epidermiszellen auseinanderweichen.

Der hier beschriebene Vorgang läßt sich vielleicht mit ähnlichen Vorgängen bei reifen Früchten, wie z. B. den Beeren von *Symphoricarpus racemosus* vergleichen, wo sich auch die Zellen aus dem Verbande lösen, aber dann bekanntlich noch Fortsätze treiben, Veränderungen, die sämtlich auf Wachstum beruhen und zwar auf Wachstum mit bloßer Volumzunahme. Ähnlich wachsen die sich voneinander lösenden Zellen in der Trennungszone, zeigen aber keine so weitgehenden Erscheinungen.

Auch bei der Ablösung der Korollen von *Cucurbita Pepo* herrschen ähnliche Verhältnisse.

Endlich kommen noch diejenigen Blüten in Betracht, deren Kronen sich nie ablösen oder erst sehr spät durch den wachsenden Fruchtknoten abgetrennt werden. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß hier, wie zu erwarten war, keine Trennungszone ausgebildet ist und daß das Gewebe sich unverändert in das der Achse fortsetzt.

Zusammenfassung.

Zum Schluß geben wir einen kurzen Überblick über die vorstehende Arbeit. Unsere Untersuchungen lehren, daß in der Art und Weise des Abblühens der verschiedenen Gattungen und Familien große Mannigfaltigkeit herrscht. Auf der einen Seite findet man, daß Vertreter einer und derselben Gattung in ihrem Verhalten weitgehende Unterschiede aufweisen, auf der andern Seite tritt uns bei nah verwandten Familien fast Übereinstimmung entgegen.

A. Monocotyleae.

Bei den wenigen behandelten Familien der Monocotylen wurde von einer allgemeinen Einteilung nach den Verblüherscheinungen

abgesehen und die einzelnen Familien für sich besprochen. Besonderes Interesse gewährt die Gattung *Iris*, schon in dem verschiedenen Verhalten beim Ablösen des Perigons, noch mehr aber durch das Schließ- und Krümmungsvermögen der Perigonblätter einiger Arten, welches auch nach dem eigentlichen Schließen, wie experimentell nachgewiesen wurde, noch nicht aufhört und in der unverletzten normalen Blüte durch spiraliges, seilartiges Zusammendrehen des Perigons in Erscheinung tritt. Von großer Bedeutung ist hierbei, daß die Blüten nie Samen ansetzen, demnach können diese Vorgänge nicht mit dem wachsenden Fruchtknoten in Zusammenhang gebracht werden, sondern sie beruhen nur auf der inneren Organisation des Perigons.

Die Angehörigen der Liliaceen zeigen soviele Unterschiede in ihrem Verblühen, daß wir folgende Gruppen unterscheiden können:

1. Abfallen der Perigonblätter als Abschluß des Verblühens.
2. Langsames Absterben und Vertrocknen der Perigonblätter am Fruchtknoten.
3. Vergrünen des Perigons.

Von größerer Bedeutung sind nur diejenigen Arten der ersten Gruppe, die eine aktive Schließbewegung vor dem endgültigen Abblühen ausführen. *Hemerocallis fulva* zeigt ganz ähnliches Verhalten wie *Iris*. Auch hier werden die Krümmungen ausgeführt, obwohl keine Befruchtung stattfindet.

B. Dicotyleae.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der wichtigsten Ergebnisse, die wir bei den Dicotylen gewonnen haben. Von ihnen wurde eine größere Anzahl von Gattungen und Familien untersucht; die dabei beobachtete Verschiedenheit führt folgende Einteilung vor Augen:

I. Blüten mit abfallenden Kronen und Staubfäden.
   1. Abfallen der Blumenblätter bezw. Kronen ohne vorheriges Welken.
      a) Kelch bleibend.
      b) Kelch ebenfalls abfallend.
         α. Vor den Blumenblättern } nur für
         β. Mit den Blumenblättern } choripetale Blüten

2. Abfallen der Blumenblätter bezw. Kronen nach vorhergehendem Welken.
   a) Kelch bleibend.
      α. Die Krone löst sich dicht an der Ansatzstelle ab.
      β. Die Krone hinterläßt ein Basalstück.
      } nur für sympetale Blüten.
   b) Kelch ebenfalls abfallend.
      α. Kelch und Krone lösen sich dicht an der Ansatzstelle ab.
      β. Kelch und Krone hinterlassen ein Basalstück.
      } nur für sympetale Blüten.

II. Blüten mit am Fruchtknoten vertrocknenden Kronen, die sich nie ablösen oder erst spät durch den wachsenden Fruchtknoten abgetrennt werden.

Was die histologische Beschaffenheit der Ablösungsstelle an den Blumenblättern bezw. Kronen betrifft, so können wir bei denjenigen Blüten, die nach kurzer Blühdauer unverwelkt oder mit geringen Verblüherscheinungen abfallen, in den meisten Fällen eine mehr oder weniger deutlich ausgebildete kleinzellige Zone unterscheiden, in der die Ablösung erfolgt. Eine Ansnahme hiervon machen die Malvaceen, die meisten Solanaceen und einige Vertreter der Scrophulariaceen.

Nichtbefruchtung hat auf das Schicksal der Blumenblätter bezw. Kronen keinen bedeutsamen Einfluß, höchstens wird die Blütendauer verlängert, die Ablösung jedoch geschieht auf gleiche Weise.

Bei solchen Blüten, deren Kronen langsam absterben, fanden wir an der Ansatzstelle keine Trennungsschichte. Bei einigen Gentianaceen hat die Krone ganz die Funktion des Kelches als schützende Hülle des Fruchtknotens bis zur Samenreife übernommen.

Nichtbefruchtung hat hier in der Regel ein gleichmäßiges Absterben der ganzen Blüte zur Folge.

Für das Verhalten des Kelches, sofern er sich ablöst, gilt das, was für die Krone festgestellt wurde. Bleibt er dagegen erhalten, so dient er in der Regel zum Schutze der reifenden Frucht. Häufig führt er sofort nach dem Abfallen der Krone eine kräftige Schließbewegung aus *(Cistaceae, Malvaceae)*, in vielen Fällen erfährt er noch nachträglich eine ganz bedeutende Vergrößerung durch aktives Wachstum (Solanaceen usw.).

Literatur-Verzeichnis.

1. Behrens, W., Der Bestäubungsmechanismus bei der Gattung *Cobaea Cavanilles* Flora 1880.
2. Eichler, Blütendiagramme I und II.
3. Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.
4. Fitting, H., Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Botanik, Erster Jahrgang, 1. Heft, 1909.
5. Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse, Stuttgart 1844.
6. Hansgirg, A., Physiologische u. phycophytologische Untersuch. Prag 1893.
7. Kerner, Pflanzenleben.
8. Knuth, Blütenbiologie.
9. Kubart, B., Die organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die Mohlsche Trennungsschichte. Stzgsber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien, 1906, Bd. 115.
10. Mohl, H. v., Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Zeitg., 1860.
11. Müller, Luise, Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Nova Acta, Akad. Leop. Carol., Bd. 59, Halle 1893.
12. Oltmanns, Fr., Über das Öffnen und Schließen der Blüten. Bot. Zeitg., 1895.
13. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873.
14. Reiche, C., Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüten während der Entwicklung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. f. wiss. Botan., 1885.

Erklärung der Tafel-Figuren.

Tafel IV.

Fig. 1. *Iris pallida.* 4 Tage nach dem Aufblühen, die inneren Perigonblätter und die Griffel sind am 2. Tage entfernt worden. Nat. Größe.

Fig. 2—5. *Iris pallida.* Verschiedene Krümmungsstadien eines alleinstehenden äußeren Perigonblattes. Nat. Größe.

Fig. 6. *Iris abavia.* Am 6. Tage nach dem Aufblühen. Nat. Größe.

Fig. 7 u. 8. *Iris squalens.* Schwach vergrößert.

Fig. 9. *Iris ensata.* Vergrößert.

Tafel V.

Fig. 10. *Billbergia thyrsoidea.* Aufblühende Knospe. Nat. Größe.

Fig. 11 u. 12. *Billbergia thyrsoidea.* Verblühstadien. Nat. Größe.

Fig. 13—15. *Borago officinalis.* Nat. Größe.

Fig. 16 u. 17. *Ipomoea purpurea.* Nat. Größe.

Fig. 18 *a, b.* *Codonopsis ovata.* Nat. Größe.

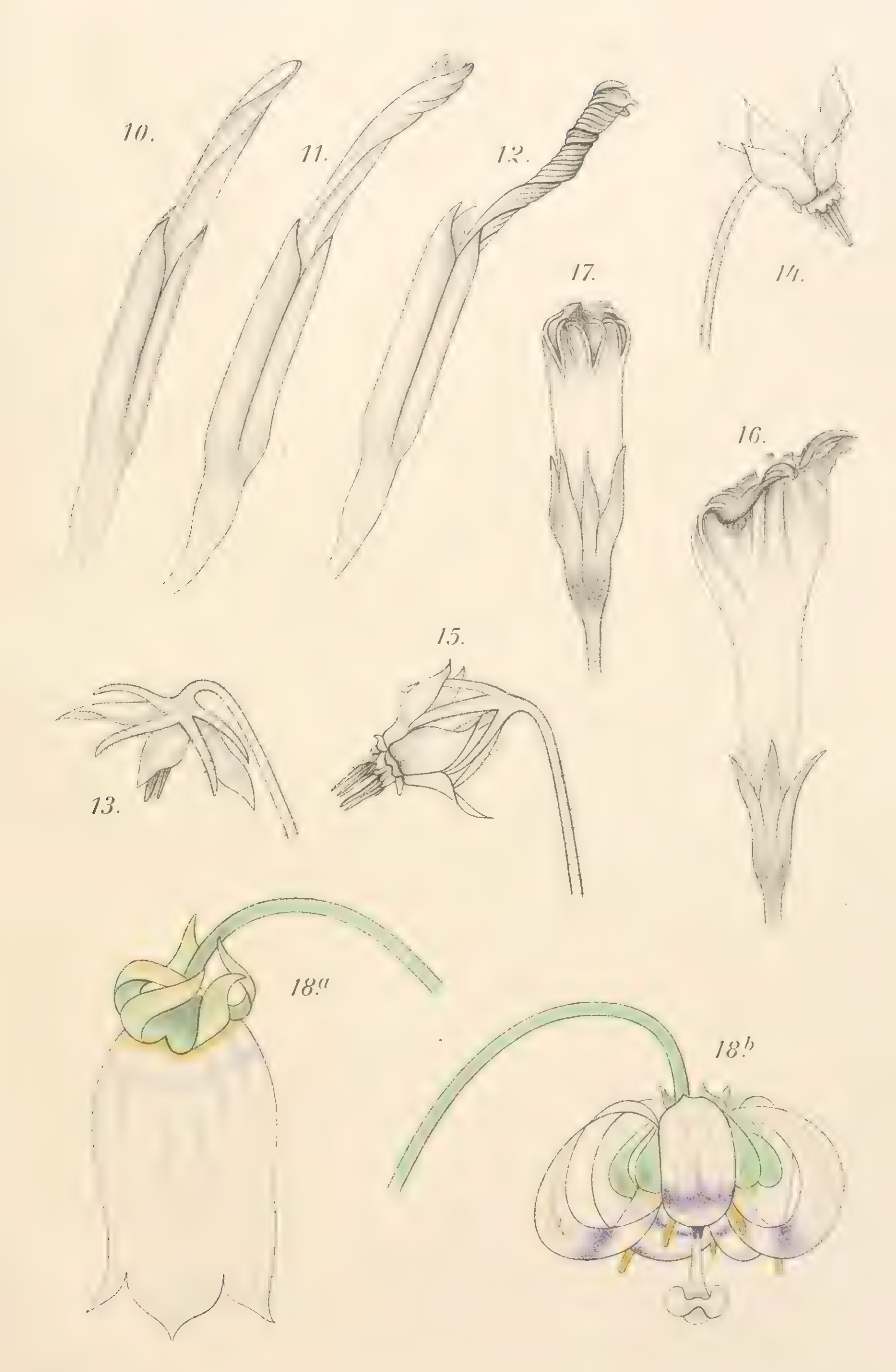
Fig. 19.

Fig. 19. *Gesneria cinnabarina.* Längsschnitt durch die Ansatzstelle des Blumenblattes. Vergr. 245.

Fig. 20. *Magnolia obovata.* k. Stärkekörner. Vergr.

Die vorliegende Arbeit wurde am botanischen Institut in Tübingen ausgeführt. Zu ganz besonderem Danke bin ich dem Vorstande des Instituts, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. von Vöchting verpflichtet, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gegeben und auch während derselben noch manchen wertvollen Rat erteilt hat.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.



H. Weber f.

19

20.

a

b

Stickstoffbindung durch Pilze
bei
gleichzeitiger Ernährung mit gebundenem Stickstoff.

Von

Gerold Stahel.

Die vorliegende Arbeit sollte versuchen, sowohl neue Beispiele für Stickstoffbindung durch Pilze aufzufinden, als auch einige der bereits untersuchten Arten noch einmal nachzuprüfen, um dadurch womöglich die früheren Resultate zu bestätigen. Besonders sollte aber festgestellt werden, wie die Stickstoffassimilation vom Anfangsstickstoffgehalt der Nährlösung abhängt.

Die Arbeit knüpft unmittelbar an diejenige Froehlichs (1908) an, der eine Anzahl Hyphomyceten, die auf abgestorbenen Pflanzenteilen häufig vorkommen, isolierte und quantitativ auf ihr Stickstoffbindungsvermögen untersuchte.

I. Isolierung und Kultur der Pilze auf Agar ohne Zusatz von gebundenem Stickstoff.

Die von Froehlich (08) und von mir untersuchten Pilze finden sich auf toten Pflanzenteilen: Blättern, dürren Stengeln, Baumstümpfen usw. meist in großer Menge. Das Substrat, auf dem sie wachsen, ist, im Verhältnis zu den gewöhnlich verwendeten künstlichen Nährböden, ein relativ stickstoffarmes. Es enthält nämlich auf Trockengewicht (bei 100° C getrocknet) bezogen:

Buchenlaubhumus	0,38 % N	(E. Wollny 97, S. 223).
Buchenlaubstreu	1,34 „ „	(E. Ebermayer 82, S. 66).
Holzpulver	1,17 „ „	(König 03, S. 639).
Apfelbaumholz	0,90 „ „	(R. Otto 86, S. 811).
Eichenblätter	1,11 „ „	(E. Henry 97, S. 411).
Buchenblätter	0,95 „ „	(E. Henry 97, S. 411).

Auf Frischgewicht bezogen, müßten diese Werte noch etwa durch zwei dividiert werden, da frische Blätter ca. 50 % Wasser enthalten.

Bei der Auswahl der Pilze wurden aus praktischen Gründen alle Basidiomyceten weggelassen. Unter den verwendeten Kulturbedingungen bringen diese meist nur Nebenfruktifikationen hervor, die sicher zu identifizieren unmöglich ist (vgl. O. Brefeld, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie Bd. 6—10).

Von Askomyceten wurden einige nicht fruktifizierende Formen weiter kultiviert, wenn sie auf dem stickstoffarmen Agar sehr gut wuchsen.

Die meisten der isolierten Pilze gehören zu den *Fungi imperfecti.*

Das von den Exkursionen mitgebrachte Material ließ sich sehr oft nicht mehr bestimmen, da die Konidien abgefallen und die Konidienträger kaum mehr zu finden waren. Solche verwelkte Rasen konnten oft wieder zur schönsten Entwicklung gebracht werden, wenn sie feucht gehalten und zugleich genügend durchlüftet wurden. Auch Sklerotien keimten unter solchen Bedingungen oft sehr schön aus.

Zum Isolieren der Pilze wurde folgendes Verfahren angewandt: Einem möglichst reinen Rasen des zu isolierenden Pilzes wurde, wenn nötig, unter dem binokularen Präpariermikroskop, mit ausgeglühtem Platindraht eine kleine Probe entnommen und meist mit einem Tropfen Wasser auf einem abgeflammten Objektträger verdünnt. Hiervon wurde eine Spur in flüssigen Agar gebracht und damit Platten gegossen. Nach 2—3 Tagen zeigten sich dann jeweils wenige, gut isolierte Rasen, die durch mehrmaliges Überimpfen leicht das Material zu den Reinkulturen gaben.

Der verwendete Agar enthielt die stickstofffreie Winogradskysche Nährlösung.

Ein Liter dieses Agars enthielt:

1 g KH_2PO_4
0,2 g $MgSO_4$
50 g Dextrose
Spuren von $FeSO_4$
„ „ $NaCl$
15 g Agar

Der Stickstoffgehalt des verwendeten Agars beträgt 1,65 %[1]). Die Agargallerte enthält also 0,025 % Stickstoff, entsprechend etwa

1) Nach einer Analyse aus dem Laboratorium des Basler Kantonschemikers.

0,175 % Pepton, wenn wir nur den N-Gehalt, nicht aber den Nährwert in Betracht ziehen. Der N-Gehalt unseres Agars ist also bedeutend höher als der, den z. B. Keding verwandte und der nur 0,3 % N enthielt.

Außer dem Stickstoffgehalt des Agars, konnte nur derjenige der Dextrose in Betracht kommen. Ich verwendete für die Agarkulturen eine als Dextrose purum bezeichnete Qualität[1]. Wurde die gelbbraune konzentrierte Lösung dieses Zuckers filtriert, so blieb auf dem Filter ein brauner Rückstand zurück, der aus Parenchymzellen bestand. Nimmt man in Froehlichs (08, S. 267) „blinden Versuchen" die gesamte gefundene Stickstoffmenge als aus der Dextrose stammend an, so enthielte die Dextrose purum noch etwa 0,019 % Stickstoff.

Die späteren Kulturen auf sehr stickstoffarmem Substrat enthielten dagegen die als Dextrose purissimum bezeichnete Qualität. Die konzentrierte schwach gelbliche Lösung hinterließ beim Filtrieren nur einen ganz unbedeutenden Rückstand, der aus den gleichen Elementen bestand, wie bei Dextrose purum. Diese als „N-frei" bezeichnete Dextrose purissimum sicc. enthielt noch analytisch nachweisbare Spuren von Stikstoffverbindungen. Eine Analyse, die vom Adjunkten des hiesigen Kantonschemikers ausgeführt wurde, ergab einen Stickstoffgehalt von 0,002 %, also gerade etwa 10 mal weniger als Dextrose purum. Die Stickstoffbestimmung wurde nach Überführung in NH_4 kolorimetrisch nach Nessler ausgeführt.

Die Kulturen standen in einem Zimmer, das speziell zur Aufbewahrung von Kulturen benutzt wird. Sie vor der Aufnahme gasförmiger Stickstoffverbindungen noch besonders zu schützen, war nicht nötig, da der Stickstoffgehalt des Nährsubstrates verhältnismäßig noch hoch war.

Nur jene Formen wurden in die Reinkulturen aufgenommen, die auf diesem Agar gut gediehen. Schon auf solchem Agar schlecht wachsende Pilze zeigen nämlich auf den sehr stickstoffarmen Substraten gar keine Entwicklung mehr, wie ich das für *Gonatobotrys* feststellen konnte.

In dem folgenden Verzeichnis der isolierten Pilze wurde da, wo die Art nicht sicher festgestellt werden konnte, nur der Gattungsname angeführt.

---

1) Sämtliche für die Nährlösungen verwendeten Chemikalien stammen von E. Merk in Darmstadt.

Zahlreiche Beobachtungen meist morphologischer Natur konnten in dieser Arbeit keine Verwertung finden. Ich gedenke später einige dieser Daten zu veröffentlichen. Besonderes Interesse beanspruchen: *Monopodium uredopsis*, *Coniosporium spec.*, *Bispora molinioïdes*, *Sporoschisma nova spec.*, *Ceratocladium microspermum*, *Stysanus Echinobotryum* und eine neue Gattung aus der Gruppe der *Chalareae*. Die letztere fand bei den vorliegenden Kulturen keine Verwendung.

In der folgenden Tabelle sind die Pilze nach dem System in Rabenhorsts Kryptogamenflora geordnet. Benützen wir die oben gemachten Angaben über den N-Gehalt der Dextrose und des Agars, so enthielte der Nähragar etwa 0,025 % N, was dem N-Gehalt nach 0,175 % Kalisalpeter oder Pepton entsprechen würde.

Spezies	Fundort und Häufigkeit des Vorkommens	Wachstum auf Agar ohne Zugabe von gebundenem Stickstoff
1. *Chromosporium* spec.	Auf dürren Umbelliferenstengeln	Wächst und fruktifiziert gut
2. *Trichoderma lignorum* Tode	Auf dürren Stengeln häufig	Wächst u. fruktifiziert normal
3. *Penicillium roseum* Link.	Auf feuchten Wurzeln von *Alnus glutinosa*	Wächst und fruktifiziert gut
4. *Monopodium uredopsis* Delacr.	Auf dürren Blättern von *Lathyrus heterophyllus*	Fruktifiziert schwach. Zartes Mycel
5. *Botrytis cinerea* Pers.	—	Fruktifiziert reichlich und bildet Sclerotien (bis 1/2 cm breit)
6. *Verticillium* spec.	Auf feuchtem Bauholz	Fruktifiziert normal. Sehr zartes Mycel.
7. *Acrostalagmus cinnabarinus* Corda	Auf totem Laub häufig	Fruktifiziert gut. Zartes Mycel
8. *Periconia pygnospora* Fresen.	Auf totem Laub	Großes Mycel. Steril
9. *Gonatobotrys simplex* Corda	Auf dürren Blättern von *Populus tremula*	Fruktifiziert, Mycel sehr zart
10. *Monotospora* spec.	Auf Umbelliferen-Stengeln	Steril. Mycel mit zahlreich. Sclerotien
11. *Coniosporium* spec. *(Shiraianum?)*	Auf dürren Stengeln von *Solidago virga aurea*	Fruktifiziert und wächst gut.
12. *Torula* spec.	Auf dürren Stengeln von *Heracleum*	Fruktifiziert und wächst sehr gut
13. *Hormiscium stilbosporum* Corda	Auf Coniferen-Stümpfen häuf.	Fruktifiziert sehr gut. Großes Mycel
14. *Stachybotrys lobulata* Berk.	Auf angefeuchtetem Filtrierpapier und alten Tapeten	Fruktifiziert und wächst sehr gut

Spezies	Fundort und Häufigkeit des Vorkommens	Wachstum auf Agar ohne Zugabe von gebundenem Stickstoff
15. *Trichosporium* spec.	Auf der Cupula von *Fagus silv.*	Fruktifiziert und wächst ziemlich gut
16. *Hormodendrum cladosporioides* Sac.	Auf toten Pflanzen sehr häufig	Fruktifiziert und wächst sehr gut
17. *Bispora moliniοïdes* Corda	Auf Buchenstümpfen sehr häufig	Fruktifiziert sehr gut. Mycel ziemlich groß
18. *Clasterosporium* spec.	Auf Buchenholz	Fruktifiziert und wächst gut
19. *Spondylocladium* spec.	Auf einem Eichenstumpf	Fruktifiziert spärlich. Großes Mycel
20. *Septonema* spec.	Auf Buchenholz	Verlor auf Agar allmählich die Fähigkeit, Conidien zu bilden. Großes Mycel
21. *Helminthosporium* sp. (*obclavatum?*)	Auf Buchenholz	Fruktifiziert spärlich. Mycel groß
22. *Acrothecium tenebrosum* Preuß.	Auf faulem Holz. Häufig	Mycel groß. Fruktifiziert spärlich
23. *Dendryphium fumosum* Corda	Auf Baumstümpfen. Ziemlich häufig	Fruktifiziert schwach. Mycel groß
24. *Dendryphium toruloides* Fresen.	Auf dürren Stengeln	Fruktifiziert schwach. Mycel groß
25. *Sporoschisma nova* spec.	Auf faulem Holz von *Picea*	Fruktifiziert und wächst ziemlich gut
26. *Dictyosporium elegans* Corda	Auf morschem Ahornholz	Steril. Mycel stark
27. *Macrosporium commune* Rbh.	Auf toten Pflanzenteilen. Häufig	Fruktifiziert und wächst sehr gut
28. *Alternaria tenuis* Nees.	Auf toten Pflanzenteilen sehr häufig	Fruktifiziert und wächst sehr gut
29. *Triposporium* spec.	Auf Buchenholz	Steril. Mycel groß
30. *Ceratocladium microspermum* Corda	Auf Buchenholz und auf Rinde von *Crataegus*	Wächst und fruktifiziert gut
31. *Graphium penicillioides* var. *Ungeri* Sacc.	Auf Holz von *Picea* e.c. Häufig	Fruktifiziert sehr gut. Mycel zart
32. *Stysanus Echinobotryum*[1])	Auf dürren Ästen von *Sorbus aucup.*	Fruktifiziert und wächst gut
33. *Sporocybe* spec.	Auf morschem Buchenholz	Fruktif. u. wächst zieml. gut
34. *Tubercularia vulgaris* Tode	Auf dürren Ästen. Häufig	Fruktifiziert und wächst ziemlich gut

1) Da ich sowohl aus den „*Stysanus*"- als auch aus den „*Echinobotryum*"-Conidien im Gegensatz zu Guéguen (04, S. 217) immer nur *Echinobotryum*- und *Stysanus*-Conidien zusammen erhielt, so habe ich vorläufig die Bezeichnung *Stysanus Echinobotryum* gewählt.

Spezies	Fundort und Häufigkeit des Vorkommens	Wachstum auf Agar ohne Zugabe von gebundenem Stickstoff
35. *Fusarium* spec. (*Selenosporium* Corda)	Auf Holz von *Betula*	Fruktifiziert und wächst gut
36. *Epicoccum purpurascens* Ehrenb.	Auf dürren Blättern ziemlich häufig	Steril. Starkes Mycel
37. *Monochaetia alnea* Hariot el Briard	Auf Buchenrinde	Fruktifiziert und wächst gut
38. *Phoma complanata* Tode	Auf dürren *Angelica*-Stengeln	Fruktifiziert und wächst gut
39. *Phoma mellaena* Mont. et Dur.	Auf dürren Stengeln von *Astragalus*	Fruktifiziert und wächst gut
40. *Phoma* spec.	Auf Buchenrinde	Fruktifiziert und wächst gut
41. *Vermicularia* spec.	Auf Umbelliferen-Stengeln. Häufig	Steril. Großes Mycel
42. *Bulgaria inquinans* Fries	Auf Buchenholz	Steril. Großes Mycel
43. *Hysterium Fraxini* Pers.	Auf dürren *Fraxinus*-Asten	Steril. Großes Mycel
44. *Aspergillus niger* Van Tieghem	—	Fruktifiziert und wächst gut
45. *Penicillium glaucum* Link.	—	Fruktifiziert und wächst gut
46. *Chaetomium bostrychodes* Zopf	Auf Samenschalen von *Helianthus annuus*	Fruktifiziert und wächst gut
47. *Nectria ditissima* Tul.	Auf Laubbäumen. Häufig	Wächst und fruktifiziert gut
48. *Melanomma* spec.	Auf Umbelliferen-Stengeln	Steril. Großes Mycel
49. *Pleospora microspora* Nießl.	Auf dürren Schilfblättern. Häufig	Zahlreiche Fruchtkörperanfänge. Großes Mycel
50. *Valsa Eutypa* Achar.	Auf toten Ästen von *Acer*. Häufig	Steril. Großes Mycel
51. *Xylaria Hypoxylon* L.	Auf Baumstümpfen. Häufig	Fruktifiziert selten und abnormal. Großes Mycel
52. *Xylaria carpophila* Pers.	Auf der Cupula von *Fagus silv.*	Steril. Mycel ziemlich groß
53. *Cryptospora* spec.	Auf morschem Holz	Steril. Mycel ziemlich groß
54. *Mucor stolonifer* Ehrenb.	—	Fruktifiziert und wächst gut

Die Reinkulturen wurden in Reagenzgläschen auf schräg-erstarrtem Agar aufbewahrt und jährlich 2—3 mal auf frisches Substrat übergeimpft.

Ob alle Pilze, die auf diesem Substrat gut wachsen, den ungebundenen Stickstoff assimilieren, wurde nicht untersucht. Es ist

aber zu beachten, daß z. B. *Stachybotrys lobulata* auf unserm Agar ebenso gut wuchs, wie etwa *Hormodendrum*. Auf den sehr stickstoffarmen Kieselsäure-Platten aber wuchs *Stachybotrys* fast gar nicht mehr, während sich *Hormodendrum* noch leidlich gut entwickelte. Doch ist es nicht unmöglich, daß *Stachybotrys* mit einer geringen Menge Anfangs-N, also auf unserm Agar, den elementaren Stickstoff assimiliert, wie das für *Hormodendrum* und andere nachgewiesen wurde, nur daß *Stachybotrys* vielleicht etwas mehr Anfangs-N braucht, um assimilieren zu können.

Dies ist nur ein prägnantes Beispiel, doch lassen sich beim Vergleichen der Tabellen der Agarkulturen mit den späteren Kulturen auf Kieselsäuregel noch zahlreiche entsprechende Fälle auffinden. Die fünf Formen, die auf der Kieselsäuregallerte relativ gut wuchsen, treten hier auf dem Agar noch nicht hervor. Die drei Gruppen, in die wir die Pilze später nach dem Wachstum auf sehr stickstoffarmem Substrat einteilen, finden wir hier noch nicht angedeutet.

II. Kultur auf Kieselsäuregallerte ohne gebundenen Stickstoff.

1. Darstellung der Kieselsäure.

Da trotz der Vorschriften von Winogradsky (91, S. 92—100) und Omeljansky (99, S. 537) die Herstellung einer tadellosen Gallerte nicht immer gelingen will, so beschäftigte ich mich längere Zeit eingehend damit. Außer den beiden obigen Autoren haben sich in neuerer Zeit Beijerink (04, S. 28) und Stevens und Temple (08, S. 87) mit ihrer Darstellung beschäftigt.

Beijerink hat einfach die Wasserglaslösung des Handels verdünnt und mit Salzsäure titriert. Es entsteht dann schon in ganz kurzer Zeit eine Gallerte, die in strömendem Wasser von Kochsalz befreit wird. Hierauf wird diese in eine Nährlösung gebracht, bis die Gallerte damit vollgesogen ist; dann ist der Nährboden fertig. Daß das nur ein ungenügender Ersatz für die Winogradskysche Methode ist und nur deshalb einen Wert für die Praxis hat, weil dadurch der Dialysierprozeß umgangen wird, ist klar.

Auch die Methode von Stevens und Temple umgeht die Dialyse. Eine Wasserglaslösung, die 4—5 % Kieselsäure enthält, wird mit Salzsäure neutralisiert und dann ganz schwach angesäuert. In diesem Zustand kann die Mischung im Autoklaven sterilisiert werden ohne zu gerinnen. Will man eine Gallerte erzeugen, so

wird die Mischung einfach mit Natriumkarbonat schwach alkalisch gemacht, worauf sie in kurzer Zeit gerinnt. Das Kochsalz, das dabei entsteht, bleibt in der Gallerte. Ob die 12—20% Kochsalz wirklich ganz ohne Einwirkung auf die darauf kultivierten Salpeterbakterien war, wie die beiden Autoren versichern, wäre noch zu untersuchen.

Der springende Punkt bei der Darstellung der Kieselsäure ist die Dialyse.

Ich hoffe durch eine genaue Beschreibung des Verfahrens manchem die Darstellung der Kieselsäure zu erleichtern.

1 Teil Natriumwasserglaslösung[1]) vom spez. Gew. 1,09—1,10 (Omeljansky verwendete eine Lösung vom spez. Gew. 1,05—1,06) und 1 Teil Salzsäure vom spez. Gew. 1,10 werden gemischt, indem man die Wasserglaslösung in die Salzsäure gießt (nicht umgekehrt!). Hiermit werden Pergamentschläuche[2]) gefüllt, die 50 mm breit und ca. 35 cm lang sind. Vor Gebrauch werden sie aufs sorgfältigste auf ihre Dichtigkeit geprüft, indem sie, einerseits mit einer Schraubenklemme geschlossen, mit destill. Wasser gefüllt frei aufgehängt werden. Nur diejenigen Schläuche, die gar kein Wasser durchsickern lassen und während eines Tages nur relativ wenig Wasser durch Verdunsten verlieren, sind brauchbar.

Mit der Mischung (Salzsäure + Natriumwasserglas) werden die Schläuche nur bis zu 1/3 ihres Fassungsvermögens gefüllt. Hierauf wird das andere Schlauchende ebenfalls mit einer Schraubenklemme geschlossen, indem man durch Zusammendrücken des Schlauches dafür sorgt, daß möglichst alle Luft aus dem Schlauch entfernt wird. Je weniger ein Schlauch gefüllt ist, desto schneller ist die Dialyse beendigt.

Die so gefüllten Schläuche werden in einer großen Kuvette dialysiert. Sie liegen horizontal auf einem Gestell von Holzstäben, das mehrere Etagen hat. So ist jeder Schlauch allseitig von Wasser umspült und zugleich die dialysierende Oberfläche wegen der geringeren Deformation bedeutend besser ausgenützt, als wenn die Schläuche vertikal aufgehängt sind.

12 Stunden wird gegen schnellfließendes Brunnenwasser (ca. 4 l pro Min.) dialysiert. Das Wasser kommt von unten her, strömt zwischen den Säcken durch und fließt oben ab.

---

1) Das Na_2SiO_3 + aqu. wurde als Natr. silic. pur. cryst. von E. Merk in Darmstadt bezogen.

2) Die Pergamentschläuche wurden von der Firma C. Desaga in Heidelberg bezogen.

Die Temperatur soll etwa 15° C betragen. Im Winter mußte deshalb das Wasser zuerst durch einen „Wärmeerzeuger“ geleitet werden. Weitere 12 Stunden wird die Dialyse gegen 2–3mal erneuertes destill. Wasser fortgesetzt. Im dest. Wasser konnte natürlich das Holzgestell nicht verwendet werden. Die Schläuche lagen hier entweder in flachen Schalen nebeneinander oder hängen vertikal in der großen Kuvette.

Sind die Schläuche mit 100 ccm obiger Mischung gefüllt, so enthält das erhaltene Hydrosol etwa 0,01 % Kochsalz. Letzteres beeinflußt die Haltbarkeit der Lösung nicht und entspricht gerade dem Kochsalzgehalt der Winogradskyschen Nährlösung. In der Nährlösung wurde deshalb das Kochsalz weggelassen. Enthielten die Schläuche 200 ccm Lösung, so fand sich im resultierenden Hydrosol ca. 0,05 % Kochsalz. Je länger die Dialyse fortgesetzt wird, umsoweniger Kochsalz findet sich im Hydrosol, umsomehr nimmt aber auch dessen Beständigkeit ab (vgl. Gmelin-Krauts Handbuch der anorg. Chemie 1908, Bd. III, Abt. 1, S. 149).

Wünscht man einen geringeren Kochsalzgehalt als 0,01 %, so wird man nicht die Zeit der Dialyse verlängern, sondern die Menge der Flüssigkeit pro Schlauch verringern. Ganz kochsalzfrei wird man auch nach wochenlangem Dialysieren die Kieselsäure nicht erhalten können.

Während des Dialysierens verdünnen sich die Lösungen in den Schläuchen durch osmotische Wasseraufnahme. Werden die Schläuche mit 100 ccm gefüllt, so ist am Ende der Dialyse 142 ccm Hydrosol vorhanden, werden sie mit 200 ccm gefüllt, so resultieren 280 ccm Hydrosol. Mit dem Kochsalz permeïert auch etwas Kieselsäure in das umgebende Wasser.

Das Hydrosol hat das spez. Gew. 1,012 (bei Verwendung einer Natriumwasserglaslösung vom spez. Gew. 1,099) und enthält auf 100 Teile Lösung 1,6 Teile Kieselsäure. Die Kieselsäurelösung zeigt in dicken Schichten eine kaum bemerkbare Opaleszenz, sie ist schwach sauer und läßt sich bis zu einem Jahr aufbewahren, ohne zu koagulieren oder die gallertbildenden Eigenschaften einzubüßen. Die Lösung kann im Autoklaven bei 135° C und 2 Atmosphären Überdruck ohne zu koagulieren sterilisiert werden.

18 ccm dieser Kieselsäurelösung werden mit 2 ccm einer 10fach normalen Nährlösung, ohne Zusatz von Kochsalz, in einem Kölbchen gut gemischt und damit Platten gegossen. Eine solche Mischung

koaguliert selbst nach vielen Tagen nicht und nimmt im Autoklaven bei 135° C sterilisiert nur eine zähflüssige Konsistenz an.

Um eine feste Gallerte zu erhalten, verwendete Omeljansky Magnesiumkarbonat und zwar in solcher Menge, daß die entstehende Gallerte ein „milchiges Aussehen gewann". Da das Magnesiumkarbonat eine ziemlich stark alkalische Reaktion aufweist, so wurde nach einem andern Körper gesucht, der bei neutraler Reaktion und ohne schädlichen Einfluß auf das Pilzwachstum Koagulation hervorruft.

Kalziumkarbonat hatte leider keine Wirkung. Weitere Versuche in dieser Richtung bezweckten, durch Zusätze von Aufschlämmungen, deren Partikelchen suspendiert bleiben, die Gelbildung auszulösen. Das Gerinnen wird nämlich beschleunigt (vgl. Gmelin-Kraut 1908, Bd. III, Abt. 1, S. 148) durch „Graphit und andere indifferente Körper". Von solchen Aufschlämmungen wurden geprüft: feingemahlener Asbest, Asbest und Kalziumkarbonatpulver, Glaspulver, feingemahlener Tabaschir, Aluminiumhydroxyd und Magnesiumoxyd, das letztere wies allerdings eine ziemlich stark alkalische Reaktion auf.

Außer Magnesiumoxyd zeigte nur Asbest mit Kalziumkarbonat eine Koagulation, aber eine sehr unvollkommene. Magnesiumoxyd dagegen bildete selbst in sehr geringen Zusätzen eine schöne und feste Gallerte, die derjenigen von Magnesiumkarbonat in keiner Weise nachstand, leider aber bedeutend alkalischer war. Für unsere Zwecke kann also nur Magnesiumkarbonat und Magnesiumoxyd in Betracht kommen. Magnesiumkarbonat muß wegen der geringeren Alkaleszenz bevorzugt werden.

Durch eine Reihe von Versuchen wurde festgestellt, welches die niedrigste Konzentration von Magnesiumkarbonat sei, die gerade genügt, um eine feste Gallerte zu bilden.

Werden 3 ccm einer 4%igen Aufschlämmung von Magnesiumkarbonat zu 20 ccm Nährlösung + Kieselsäure zugesetzt, so ist die Mischung schon nach 3 Stunden zu einer festen Gallerte erstarrt. Die Erstarrungszeit nimmt mit abnehmender Magnesiumkarbonatkonzentration zu. Bei Anwendung von $^1/_8$ ccm obiger Magnesiumkarbonat-Aufschlämmung war die Erstarrung bei neutraler Reaktion erst nach 2 Tagen vollzogen. Mit $^1/_4$ ccm trat in 1—1$^1/_2$ Tagen Gelbildung ein. Diese Gallerte reagierte schwach alkalisch. Bei Zusatz von $^1/_{10}$ ccm der 4% Magnesiumkarbonat-Aufschlämmung war selbst nach 4 Tagen keine Spur einer Gelbildung zu beobachten,

im Autoklaven dagegen trat eine schwache und unvollkommene Gerinnung ein.

Für unsere Zwecke am passendsten ist ein Zusatz von $^1/_1$ ccm unserer Aufschlämmung, zumal die feine Trübung der Gallerte verschwindet, indem das Magnesiumkarbonat mit der Kieselsäure wahrscheinlich eine Verbindung eingeht. Die so erhaltenen Platten sind vollkommen klar. Sie müssen bei 90—95° C pasteurisiert werden und sind dann impfbereit.

Sollen die Platten innerlich beimpft werden, so muß man in getrennten Kölbchen:

1. die Kieselsäurelösung,
2. die Nährlösung (10fach normal),
3. die Magnesiumkarbonat-Aufschlämmung

sterilisieren. Nach Mischung der 3 Lösungen wird geimpft, worauf in bekannter Weise Platten gegossen werden. Man braucht aber in diesem Fall erheblich mehr Magnesiumkarbonat, um eine feste Gallerte zu erhalten. Die fertige Platte zeigt in diesem Fall ein „milchiges“ Aussehen.

Legt man Wert auf neutrale Reaktion und Durchsichtigkeit, so wird, wie oben beschrieben, verfahren und man kann, wie es Winogradsky und Omeliansky taten, mit einem schwach gekrümmten Glasstab den geimpften Tropfen breitstreichen und so eine genügende Verteilung der Keime erzielen.

Solche Petrischalen konnten 2—3 Monate im Kulturkasten stehen ohne Risse zu zeigen.

2. Wachstum der Pilze auf den Kieselsäure-Platten ohne Zugabe von Stickstoffverbindungen.

Mit Recht wird man wohl bei Pilzen, die ein relativ gutes Wachstum auf sehr stickstoffarmem Substrat zeigen, vermuten dürfen, später durch die Analyse eine Stickstoffbindung nachweisen zu können.

Viele Autoren, so Koch (03, S. 182), Czapek (02, S. 557) und andere haben dieser Untersuchungsweise jede Berechtigung abgesprochen, indem sie darauf hinweisen, daß manche Pilze mit den vorhandenen Stickstoffverbindungen außerordentlich sparsam umzugehen wissen. Meine späteren Analysen bestätigten aber die Richtigkeit meiner Voraussetzungen für mehrere Pilze.

Die mikroskopische Untersuchung des Mycels gibt für die Beurteilung wichtige Anhaltspunkte. Wenn Aso (zitiert nach Czapek S. 80) für die Conidien von *Aspergillus oryzae* einen Stickstoffgehalt von 6,38 % angibt und Ternetz (07, S. 386) für ein steriles Mycel von *Phoma radicis Ericae* einen solchen von 0,41 %, so zeigt das deutlich, wieviel höher man ein fruktifizierendes gegenüber einem sterilen Mycel zu taxieren hat.

In dieser Beziehung ganz besonders interessant sind folgende Angaben von Ternetz (07, S. 385). Es zeigte z. B. *Phoma radicis Vaccinii*, deren Mycel 21 mg wog, einen Stickstoffgewinn von 15,65 mg. Der Pilz hatte reichlich Pykniden gebildet. Ein Mycel von *Phoma radicis Ericae*, das zu gleicher Zeit und unter den gleichen Bedingungen kultiviert wurde, aber nicht fruktifizierte, wog 324,6 mg und wies einen Stickstoffgewinn von nur 2,32 mg auf. Das Mycel von *Phoma radicis Ericae*, das 15mal schwerer als das von *Phoma radicis Vaccinii* war, band also 7mal weniger Stickstoff. Es entspräche bei gleicher Stickstoffbindung dem fruktifizierenden Mycel ein nicht fruktifizierendes mit 105mal schwererem und wohl auch annähernd ebensovielmal größerem Mycel. Die letzten Zahlen zeigen ganz evident, welch bedeutend höheren Wert man einem fruktifizierenden Mycel gegenüber einem sterilen zuzuschreiben hat.

Es gibt aber auch Pilze, deren Conidien auf sehr stickstoffarmem Substrat mit Öl vollgestopft sind. Für solche können natürlich die obigen Betrachtungen kaum gelten.

Die Petrischalen mit der Kieselsäuregallerte wurden möglichst genau in die Mitte geimpft, damit sich das Mycel nach allen Seiten gleichmäßig ausdehnen konnte.

Wuchs der Pilz in den Reinkulturen steril, so mußte eine minimale Spur des Mycels übergeimpft werden. In den übrigen Fällen wurden dazu natülich nur ganz wenige Conidien verwendet. Wie gering der dadurch eingeführte Stickstoff ist, das zeigen die Berechnungen Froehlichs (08, S. 279), wonach 150 Millionen *Hormodendrum*-Conidien nur 1 mg Stickstoff enthalten würden. Daß die größere Menge von sterilem Impfmaterial kaum mehr Stickstoff enthält, das zeigen zur Genüge die oben gemachten Überlegungen für ein steriles und ein fruktifizierendes *Phoma*-Mycel.

Die Kieselsäureplatten und auch später die Kulturen, die zu den Stickstoffanalysen dienten, waren in einem Kasten aus Zinkblech aufgestellt. Dieser Kasten ist in Froehlichs Arbeit (08, S. 265) abgebildet. Außer den U-Röhren dienten im Kasten selbst

mehrere Schalen mit Säure und Lauge zur Absorption der Stickstoffverbindungen der Luft.

Der Kasten stand in dem schon erwähnten Zimmer, dessen Luft durch Schalen mit Säure und Lauge nach Möglichkeit von gasförmigen Stickstoffverbindungen gereinigt wurde.

Daß die Kieselsäure als soche nicht ungünstig auf das Pilzwachstum einwirkt, das zeigten nicht nur Kulturen auf stickstoffhaltigen Kieselsäureplatten, sondern auch solche auf flüssigen Nährlösungen. Wurde auf das sehr spärliche Mycel einer Kultur auf Kieselsäuregel mit der reinen Dextrose sterilisiertes Pepton oder Asparagin gestreut, so wuchs das Mycel an der betreffenden Stelle plötzlich sehr üppig heran und fruktifizierte z. B. bei *Penicillium* und *Aspergillus* nach $1^1/_2$ Tagen schon außerordentlich reichlich.

Bei der folgenden Kulturserie wurden 52 Pilze verwendet. Neben Kulturen mit 4% Dextrose wurde eine parallele Reihe mit Saccharose in äquimolekularer Konzentration verwendet. Wenn das Wachstum auf Saccharose meist etwas geringer war, als auf Dextrose, so ist das sehr wahrscheinlich der größeren Reinheit der Saccharose zuzuschreiben. Berücksichtigen wir nur den N-Gehalt der Dextrose purissimum, so enthielte dieser Nährboden noch 0,0001% N. Der N-Gehalt der Kieselsäure wurde nicht bestimmt, doch dürfen wir annehmen, daß derselbe noch bedeutend niedriger ist, als der oben angegebene Wert für Dextrose purissimum.

Das ausführliche Protokoll der mehr als 100 Kulturen hier wiederzugeben, hätte keinen Wert. Die Pilze lassen sich nach ihrem Wachstum am besten in 3 Gruppen einreihen.

1. Kaum wachsend, ganz steril, sehr viel Öl.

1. *Trichoderma lignorum* Tode.
2. *Penicillium roseum* Link.
3. *Monopodium uredopsis* Delacr.
4. *Acrostalagmus cinnabarinus* Corda.
5. *Torula* spec.
6. *Stachybotrys lobulata* Berk.
7. *Periconia pycnospora* Fresen.
8. *Clasterosporium* spec.
9. *Helminthosporium* spec.
10. *Dendryphium toruloides* Fresen.
11. *Dendryphium fumosum* Corda.
12. *Dictyosporium elegans* Corda.
13. *Triposporium* spec.
14. *Ceratocladium microspermum* Corda.
15. *Sporocybe* spec.
16. *Vermicularia* spec.
17. *Hysterium Fraxini* Pers.
18. *Phoma* spec.
19. *Bulgaria polymorpha* van Tieghem.
20. *Chaetomium bostrychodes* Zopf.
21. *Valsa Eutypa* Achar.
22. *Xylaria Hypoxylon* L.
23. *Xylaria carpophila* Pers.
24. *Cryptospora* spec.
25. *Barya* spec.

2. Etwas besser wachsend, steril oder wenige Anfänge von Fruktifikation, viel Öl.

1. *Chromosporium* spec.
2. *Verticillium* spec.
3. *Botrytis cinerea* Pers.
4. *Monotospora* spec.
5. *Coniosporium* spec.
6. *Hormiscium stilbosporum* Corda.
7. *Acrothecium tenebrosum* Preuss.
8. *Spondylocladium* spec.
9. *Sporoschisma nova* spec.
10. *Tubercularia vulgaris* Tode.
11. *Fusarium roseum* Link.
12. *Epicoccum purpurascens* Ehrenberg.
13. *Monochaetia alnea* Hariot et Briard.
14. *Phoma mellaena* Mont et Dur.
15. *Phoma complanata* Tode.
16. *Aspergillus niger* van Tiegh.
17. *Penicillium glaucum* Link.
18. *Nectria ditissima* Tul.
19. *Melanomma* spec.
20. *Pleospora microspora* Niessl.
21. *Mucor stolonifer* Ehrenberg.
22. *Stysanus Echinobotryum*.

3. Relativ gut wachsend und zum Teil sehr gut fruktifizierend, wenig Öl.

1. *Hormodendrum cladosporioides* Sacc.
2. *Bispora molinioides* Corda.
3. *Macrosporium commune* Rbh.
4. *Alternaria tenuis* Nees.
5. *Graphium penicillioides var. Ungeri* Sacc.

Im großen und ganzen zeigen die Kulturen mit wenigen Ausnahmen ein sehr spärliches Gedeihen. Besonders auffällig ist das bei Pilzen, die auf dem Agar ohne Stickstoffzusatz sehr gut wuchsen und fruktifizierten. Häufig z. B. bei *Hormiscium* ist das Mycel in Gemmen zerfallen, da die dazwischenliegenden Partien abgestorben sind.

Sehr anschaulich wird uns dieser Hungerzustand z. B. bei *Chromosporium* und *Pleospora microspora* vor Augen geführt. Nachdem das Mycel eine gewisse Größe erreicht hat, wachsen einige Zellen zu feinen Hyphen aus, die ungefähr nur ein $^1/_4$ der Dicke der normalen haben. Diese feinen Hyphen wachsen nicht ins Substrat hinein, sondern dringen von den Scheidewänden aus in die benachbarten Zellen ein. So wird oft von einer Zelle aus die ganze primäre Hyphe von feinen Fäden durchwuchert, die sich in vielen Windungen zwischen den massenhaften Öltropfen hindurchwinden.

Bei andern z. B. bei *Periconia pycnospora* wachsen die gemmenartigen Zellen zu sehr feinen Hyphen aus, die in das umgebende Nährsubstrat eindringen, um bald ihr Wachstum einzustellen.

Fettes Öl fand sich überall und fast durchweg in großen Mengen, so daß oft beinahe der ganze Inhalt der Hyphen aus lauter dicht aneinander schließenden Öltropfen bestand. Daß diese Kugeln

wirklich fettes Öl waren, zeigten einige Reaktionen. Die Reagenzien müssen aber ziemlich lange einwirken, da die oft recht dicken Wände das Eindringen der Lösungs- und Färbemittel stark verzögern. In den getrockneten Hyphen war das Öl erst nach 1½—2 Tagen gelöst. Auch die Färbungen verlangten ziemlich lange Einwirkungszeit. Einzig bei Anwendung von Osmiumsäure trat sofort oder sehr bald Dunkelfärbung ein.

Diese mit fettem Öl vollgestopften, gar nicht oder nur spärlich fruktifizierenden Mycelien sind zweifellos krankhafte Zustände. Daß diese kümmerlichen Mycelien durch Stickstoffhunger bedingt sind, wurde durch einige Kulturserien erwiesen, über die ich am Ende dieses Kapitels kurz referieren werde.

Auch Gerlach und Vogel (04, S. 642) erwähnen von einem unbestimmten Pilz, den sie auf sehr stickstoffarmem Substrat kultivierten, daß die Pilzmassen überaus reich an Fett seien. Ebenso zeigten die von Claudio Fermi kultivierten Schimmelpilze auf seinen „stickstofffreien" Substraten reichlich „Vakuolen", die bei Zusatz von Ammoniumverbindungen verschwanden. Wir dürfen diese Vakuolen wohl als Öltropfen ansehen.

Für Diatomeen hat Beijerink (04, S. 28) festgestellt, daß jede Ursache, die das Wachstum hemmt, zur Ölbildung Anlaß gebe. Diatomeenkulturen mit Ammoniumchlorid zeigten kein Öl, während letzteres ohne die Stickstoffverbindung sofort massenhaft angehäuft wurde. Dies entspricht ganz meinen Befunden bei Pilzen.

Nur bei etwa 5 Pilzen, für die ich später Stickstoffbindung feststellte, konnte ein einigermaßen gutes Wachstum konstatiert werden.

Auch für 5 Pilze aus der zweiten Gruppe, die auf Kieselsäure schon bedeutend schlechter wuchsen, konnte, wie wir später sehen werden, Bindung des elementaren Stickstoffs nachgewiesen werden.

Ob die Pilze der ersten Gruppe, die auf der Kieselsäure kaum wuchsen, bei einem geringeren Anfangsstickstoffgehalt den elementaren Stickstoff assimilieren, kann nur durch Analysen erwiesen werden, solche liegen aber für keinen der Pilze aus dieser Gruppe vor. Nur das kann als sicher gelten, daß diese ohne gebundenen Stickstoff nicht assimilieren.

Mit der gleichen Nährlösung, wie ich sie für die Kieselsäureplatten verwendete, wurden auch Flüssigkeitskulturen in kleinen Erlenmeyerkölbchen mit ca. 30 ccm Nährlösung und etwas Kalziumkarbonat angesetzt. Die Kulturergebnisse waren ungefähr die

gleichen, wie die der Kieselsäureplatten. Die Pilze wuchsen hier meist sogar noch etwas schlechter. Dies trat besonders deutlich bei dem, auf den Kieselsäureplatten sehr gut fruktifizierenden *Graphium* hervor. In der flüssigen Nährlösung war das Wachstum ganz gehemmt. *Bispora* dagegen fruktifizierte auf festem und flüssigem Substrat gleich gut, obwohl es in letzterem ganz submers wuchs.

Daß die Dextrosekonzentration bei Abwesenheit von N-Verbindungen kaum das Wachstum beeinflußt, konnte durch Kulturen mit 0,1, 0,5, 1, 2, 3, 4 und 10 % Dextrose erwiesen werden. Im Wachstum war zwischen 0,1 % und 10 % kein Unterschied zu sehen. Bei 2—3 % ließ sich für *Hormiscium* und *Hormodendrum* mit Mühe ein sehr undeutliches Optimum feststellen.

III. Quantitative Analysen von Kulturen mit stickstofffreier und stickstoffhaltiger Nährlösung.

Wenn es auch nach den Resultaten des vorhergehenden Kapitels wahrscheinlich ist, daß mehrere Pilze der zweiten, besonders aber solche der dritten Gruppe den elementaren Stickstoff binden, so ist das doch nur mit Hilfe der Analyse sicher zu beweisen.

Außer dem Nachweis der Stickstoffbindung, sollten die Analysen vor allem einigen Aufschluß geben über die Abhängigkeit der Stickstoffbindung von der Konzentration der dargebotenen Stickstoffverbindung.

Froehlich (08, S. 276) kultivierte seine Pilze auf einer Nährlösung, die pro 100 ccm 0,96 mg gebundenen Stickstoff enthielt. Auch bei Ternetz hatte die Nährlösung sehr wenig Stickstoff und zwar pro 100 ccm 0,56 mg. Dieser Stickstoff stammt fast ausschließlich aus den Verunreinigungen der Dextrose, die, wie schon erwähnt, nicht unbedeutend sind.

Ternetz (08, S. 392) hat jedoch 2 *Phoma*-Arten auf stickstoffreicherem Substrat kultiviert, das aus einem Dekokt von Rhododendron-Blättern bestand, dem die gewöhnlichen Nährsalze und 7 % Dextrose zugefügt waren. Diese Nährlösung enthielt 3,88 mg Stickstoff pro 100 ccm. Die Menge des assimilierten Stickstoffs war unter solchen Bedingungen erheblich geringer, als in den stickstoffärmeren Kulturen.

Ternetz (07, S. 384) hält es für wahrscheinlich, daß es sich bei der Stickstoffassimilation um einen Notbehelf handle: „Wenn kein gebundener Stickstoff vorhanden ist, verstehen sie es, sich auch mit molekularem Stickstoff zu behelfen“. Doch gibt Ternetz (07,

S. 393) zu, daß vielleicht Stickstoffverbindungen in anderer Form eine Steigerung des Wachstums bedingen könnten. Mir scheint es nicht unwahrscheinlich, daß für die geringere Stickstoffassimilation nicht die Stickstoffverbindungen, also wohl vor allem Eiweißstoffe, sondern vielmehr die Sekrete und Gerbstoffe der Rhododendron-Blätter verantwortlich gemacht werden müssen.

Froehlich hat keine Analysen von Kulturen mit mehr als 0,96 mg Anfangsstickstoff pro 100 ccm Nährlösung gemacht. Doch fand er (08, S. 267) auf Agar, dem 0,5 % und 1,0 % Salpeter beigefügt war, nur eine sehr geringe Steigerung des Wachstums. Meine zahlreichen Versuche zeigen eine sehr bedeutende Steigerung des Trockengewichts bei Zunahme der Stickstoffkonzentration in der Nährlösung.

Wenn ich am Anfang des ersten Kapitels den Stickstoffgehalt des natürlichen Substrates der verwendeten Pilze als einen relativ niedrigen erwähnt habe, so muß er im Verhältnis zu den geringen Mengen, in denen er sich in den Kulturen von Ternetz und Froehlich vorfand, als ein ziemlich hoher bezeichnet werden.

Ich glaube daher, daß es kaum ganz gerechtfertigt ist, aus einem Stickstoffgewinn auf einem Substrat, das nur 0,96 mg Stickstoff pro 100 ccm enthält, auf Stickstoffbindung auch auf dem natürlichen Substrat, also auch Laub usw. schließen zu dürfen. Erst wenn es erwiesen ist, daß auch in Kulturen mit noch höheren Konzentrationen von gebundenem Stickstoff der elementare assimiliert wird, kann mit gewisser Berechtigung auf Stickstoffbindung auch in der Natur geschlossen werden.

M. E. Latham (08, S. 235) hat in neuester Zeit sehr interessante Versuche mit *Aspergillus niger* publiziert. Er fand bei ca. 116 mg Stickstoff pro 50 ccm Nährlösung einen Stickstoffgewinn von 138 mg (Mittel aus 2 Kulturen mit 115,4 und 117,7 mg Stickstoff pro 50 ccm). Als Stickstoffquelle diente Ammoniumnitrat.

Besonders die Versuche Lathams, aber auch solche anderer Forscher, über die ich z. T. später noch kurz referieren werde, munterten dazu auf, Kulturen mit Stickstoffzusatz auszuführen. Es wurde allerdings die Stickstoffverbindung nicht in so hoher Konzentration zugesetzt, wie das Latham tat. Künftige Untersuchungen müssen zeigen, wie sich die hier untersuchten Pilze bei höheren Konzentrationen von N-Verbindungen verhalten.

Zur Analyse wurden Pilzkulturen verwendet, die auf 200 ccm flüssiger Winogradskyscher Nährlösung gewachsen waren. In

jeder Serie wurde je 1 Kolben nicht beimpft und diente zur Bestimmung des Anfangs-N der Kulturen.

Die folgenden Analysen wurden nach der Kjeldahlschen Methode ausgeführt, und zwar im Laboratorium des Basler Kantonschemikers durch dessen langjährigen Adjunkten Herrn Otto Wolf. Es hatte das nicht nur in bezug auf die Genauigkeit der Resultate einen großen Wert, sondern die Bestimmungen wurden so auch von vollkommen unparteiischer Seite her ausgeführt.

Die Kulturen bereitete ich in folgender Weise für die Analysen vor. In einem von gasförmigen Stickstoffverbindungen sorgfältig gereinigten Raum wurden die Mycelien möglichst rasch filtriert und, nachdem sie gründlich ausgewaschen waren, bei 100° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Die Filtrate wurden in Kjeldahlkolben mit je 10 ccm reiner konz. Schwefelsäure, unter Durchsaugen von sorgfältig gereinigter Luft auf dem Wasserbad eingedampft. Das Durchsaugen der Luft konnte übrigens keine Fehler verursachen, da die Kontrollkultur in genau gleicher Weise behandelt wurde. Die eigentliche Analyse wurde, wie schon erwähnt, im Laboratorium des Kantonschemikers ausgeführt.

Eine kurze Übersicht über die Titerbestimmung und die Berechnung von 2 Analysen mögen der Zusammenstellung der Resultate vorausgeschickt werden.

Titerbestimmung.

(Zusammengestellt nach Daten von O. Wolf.)

a) Verhältnis der H_2SO_4- zur NaOH-Lösung:

50 ccm	NaOH	entsprechen	50,75 ccm	H_2SO_4
50 „	„	„	50,80 „	„
50 „	„	„	50,80 „	„

Im Durchschnitt entsprechen

50 ccm NaOH 50,78 ccm H_2SO_4.

b) Gehaltsbestimmung der H_2SO_4:

235,1 mg	Na_2CO_3	erfordern	70,50 ccm	H_2SO_4
250,9 „	„	„	75,35 „	„

$$\frac{H_2SO_4}{Na_2CO_3} = \frac{49}{53}$$

$$\frac{49}{53} = \frac{X}{235{,}1} \qquad X = 217{,}356$$

$$\frac{49}{53} = \frac{X}{250{,}9} \qquad X = 231{,}964$$

Die H_2SO_4-Lös. enthält pro ccm $\frac{217{,}36}{70{,}50} = 3{,}0831$ mg H_2SO_4

" " " " " $\frac{231{,}96}{75{,}35} = 3{,}0785$ mg H_2SO_4

Im Mittel enthält die H_2SO_4-Lösung pro 1 ccm 3,0808 mg H_2SO_4.

c) Wirkungswert der H_2SO_4-Lösung:

$$\frac{H_2SO_4}{2\,N} = \frac{98}{28} \qquad \frac{49}{14} = \frac{3{,}0808}{X}$$

$$X = 0{,}88023 \text{ mg.}$$

1 ccm H_2SO_4 entspricht also 0,88023 mg N.

d) Blinder Versuch:

Vorgelegt 10,25 ccm Säure = 10,25 ccm

Zurücktitriert 9,60 ccm Lauge = $\frac{50{,}00}{50{,}78} = \frac{9{,}6}{X}$; — 9,75 ccm

0,50 ccm.

Die Reagentien besitzen also einen Stickstoffgehalt gleich 0,50 ccm H_2SO_4-Lösung = 0,44 mg N.

Beispiele der Analysenberechnung.

1. *Macrosporium.* Mycel + Filter (ohne Filtrat):

Vorgelegt 10,15 ccm Säure = 10,15 ccm

Zurücktitriert 3,88 ccm Lauge $\frac{50{,}00}{50{,}78} = \frac{3{,}88}{X}$; = 3,94 ccm

6,21 ccm.

Stickstoffgehalt der Reagentien 0,50 ccm

5,71 ccm.

5,71 ccm Säure entsprechen 0,88023 × 5,71 = 5,0261 mg N

Mycel + Filter enthalten 5,0261 mg N

Das Filter enthält 0,0506 mg N

Das Mycel enthält also 4,9755 mg N.

2. *Hormodendrum.* Mycel + Filter (ohne Filtrat):

Vorgelegt 10,25 ccm Säure = 10,25 ccm

Zurücktitriert 0,65 ccm Lauge $\frac{50,00}{50,78} = \frac{0,65}{X}$; = 0,66 ccm

9,56 ccm.

Stickstoffgehalt der Reagentien 0,50 ccm

9,09 ccm.

9,09 ccm Säure entsprechen 0,88023 × 9,09 = 8,0013 mg N

Mycel + Filter enthalten 8,0013 mg N

Das Filter enthält 0,0506 mg N

Das Mycel enthält also 7,9507 mg N.

1. *Macrosporium commune* Rbh.

Macrosporium bildete in den Flüssigkeitskulturen sowohl mit als auch ohne Zugabe einer Stickstoffverbindung schwimmende Mycelien, die dunkelbraun oder fast schwarz waren. Aus der Flüssigkeit ragten nur die Conidienträger mit den schwarzen Conidien hervor, weshalb die Oberfläche der Nährlösungen wie berußt aussah. Das Mycel war, im Gegensatz zu *Hormodendron* und anderen nicht so verfilzt und nicht gallertig.

Stickstoffgewinn der *Macrosporium*-Kulturen in Erlenmeyerkolben à 200 ccm Nährlösung, mit und ohne Zusatz von Kalisalpeter. Winogradskysche Nährlösung mit 2 % Dextrose (ohne $MnSO_4$).

Anfangs-N [1]	Trockengew. des Mycels	Mycel-N	Fitrat-N	Gesamt-N	N-Gewinn
mg	mg	mg	mg	mg	mg
0 [2]	17,0	0,01	0,22	0,23	**0,23**
0,57 [3]	37,5	0,50	0,62	1,12	**0,55**
0,84 [2]	64,0	0,16	1,01	1,17	**0,33**
1,19 [3]	179,0	0,32	2,16	2,48	**1,29**
4,50 [2]	380,0	4,98	4,23	9,21	**4,71**
4,53 [3]	477,5	2,48	7,96	10,44	**5,91**

1) Die hier angegebenen Werte für die Menge des Anfangs-N entsprechen folgenden Salpeterkonzentrationen:

0,57 mg N = 0,002 %	4,50 mg N = 0,016 %
0,84 mg N = 0,003 %	4,53 mg N = 0,016 %
1,19 mg N = 0,004 %	

In der blinden Kultur ohne N-Zugabe konnte analytisch kein Stickstoff nachgewiesen werden.

2) 16. April bis 30. Mai 1910. Kulturdauer 44 Tage.

3) 7. Juli bis 30. August 1910. Kulturdauer 53 Tage.

Der Stickstoffgewinn nimmt etwa proportional der zugefügten Stickstoffmenge (Kalisalpeter) zu und ist ungefähr gleich dem Anfangs-Stickstoffgehalt der Nährlösung. Wir finden überall etwa doppelt so viel Endstickstoff, als zugefügt wurde.

Von Froehlich ('08, S. 277) ist *Macrosporium* ebenfalls auf Stickstoffbindung untersucht worden. Er fand z. B. folgende Werte in Kulturen mit Winogradskyscher Nährlösung, 5 % Dextrose und einer Kulturdauer von 117 Tagen:

Anfangs-N mg	Mycel-N mg	Filtrat-N mg	Gesamt-N mg	N-Gewinn mg
0,96	0,98	2,88	3,86	**2,90**

Es fällt auf, daß bei ähnlichen Anfangs-N-Gehalten Froehlich bedeutend höhere N-Gewinne zu verzeichnen hat. Froehlichs Kulturen enthielten aber 5 % Dextrose, während meine nur 2 % enthielten. Puriewitsch erwähnt, daß bei steigender Zuckerkonzentration bei *Aspergillus* und *Penicillium* die N-Bindung zunimmt. Das gleiche wird auch hier der Fall sein. Daneben mag vielleicht noch die Verschiedenheit der N-Verbindung in Betracht kommen. Der N-Gehalt in Froehlichs Kulturen stammte aus den Verunreinigungen der Dextrose, derjenige in meinen Kulturen aus KNO_3. Mein Wert verhält sich zu demjenigen Froehlichs etwa wie 2 : 5, also wie die Dextrosekonzentrationen.

Vergleichen wir den Stickstoffgehalt des Mycels mit demjenigen des Filtrats, so ist überall, mit nur einer Ausnahme, das Filtrat bedeutend stickstoffreicher, als das Mycel. Es ist das eine Eigentümlichkeit, die wir fast bei allen Stickstoff assimilierenden Pilzen wiederfinden. Ternetz (07, S. 387) schreibt diesen Stickstoffgehalt des Filtrates den Pycnoconidien der kultivierten *Phoma*-Arten zu: „der relativ sehr große Stickstoffreichtum der Nährlösungen rührt davon her, daß die sehr kleinen Pycnosporen das Filter passieren und in die Nährlösung übertreten". Für *Macrosporium* kann dies aber sicher nicht zutreffen, da die großen mehrzelligen Sporen nicht oder nur ausnahmsweise durchs Filter gehen. Es stammt der Stickstoffgehalt von Ausscheidung stickstoffhaltiger Stoffwechselprodukte her, wie schon Froehlich (08, S. 282) und besonders Latham (08, S. 232) für *Aspergillus niger* angeben. Daß der N-Gehalt des Substrates nicht etwa zum Teil noch aus unverbrauchtem Salpeter-Stickstoff besteht, konnte an Parallelkulturen

gezeigt werden. Mit Diphenylamin und Brucin konnte nicht die geringste Spur von Salpetersäure nachgewiesen werden.

2. *Hormodendrum cladosporioides* Sacc.

Hormodendrum bildet dunkelolivgrüne bis schwarzgrüne, schwimmende Mycelien. Besonders bei Stickstoffzusatz entwickelte sich das Mycel sehr reichlich, so daß auf der Oberfläche der Kulturen ein dichter Pelz von Hyphen entstand, der durch Vergallertung sehr zähe und fest wurde und oft eine Dicke bis zu 1 cm aufwies. Die Conidienträger mit den Conidien bildeten auf der Oberfläche einen olivgrünen, pulvrigen Überzug, der bei älteren Kulturen etwas heller wurde.

Stickstoffgewinn der *Hormodendrum*-Kulturen in Erlenmeyerkolben à 200 ccm Nährlösung mit und ohne Zusatz von Kalisalpeter. Winogradskysche Nährlösung mit 2 % Dextrose (ohne MSO_4).

Anfangs-N mg	Mycel-Gew. mg	Mycel-N mg	Filtrat-N mg	Gesamt-N mg	N-Gewinn mg
0 [1]	63,6	0,32	0,04	0,36	**0,36**
0,82 [1]	130,2	0,77	1,14	1,91	**1,09**
4,50 [1]	735,2	1,55	7,95	9,50	**5,00**
4,53 [2]	1028,0	0,20	8,83	9,03	**4,50**

Auch hier nimmt der Stickstoffgewinn ungefähr proportional dem Anfangsstickstoffgehalt zu und ist der Menge nach etwa gleich letzterem. Wir finden also auch hier den Gesamtstickstoff etwa doppelt so groß als den Anfangsstickstoff.

Hormodendrum wurde schon früher auf Stickstoffbindung untersucht, nämlich von Frank (93, S. 139) und Froehlich (08, S. 277).

Frank fand in einer Nährlösung mit Rohrzucker nach einer Kulturzeit von 300 Tagen einen Stickstoffgewinn von 3,50 mg Da Frank aber keine Kontrollkultur gemacht hat, so ist seine Angabe von sehr geringem Wert.

Froehlich fand für *Hormodendrum* z. B.

Anfangs-N mg	Mycel-N mg	Filtrat-N mg	Gesamt-N mg	N-Gewinn mg
0,96	1,25	2,88	4,13	**3,17**

1) 16. April bis 30. Mai 1910. Kulturdauer 44 Tage.
2) 7. Juli bis 30. Aug. 1910. Kulturdauer 53 Tage.

Hormodendrum verhält sich also ganz ähnlich wie *Macrosporium.* Wir müssen auch hier den bedeutend höheren prozentualen Stickstoffgewinn der höheren Dextrosekonzentration der Froehlichschen Kulturen zuschreiben.

Das Filtrat enthält auch hier überall, außer bei der Kultur ohne Anfangsstickstoff, mehr, oft bedeutend mehr Stickstoff als das Mycel.

3. *Alternaria tenuis* Nees.

Die Mycelien von *Alternaria* schwammen an der Oberfläche der Nährlösung. Sie waren braun und wurden bei älteren Kulturen nur wenig dunkler. *Alternaria* bildet reichlich Luftmycel. Zwischen diesen hellbraunen Lufthyphen werden die Conidien in langen Ketten abgeschnürt. Dieses krause Luftmycel ist für *Alternaria* sehr typisch. Im übrigen verhält sie sich ganz ähnlich wie *Macrosporium.*

Stickstoffgewinn der *Alternaria*-Kulturen in Erlenmeyerkolben à 200 ccm Nährlösung mit Zusatz von Kalisalpeter. Winogradskysche Nährlösung mit 2 % Dextrose (ohne $MnSO_4$).

Anfangs-N mg	Trockengew. des Mycels mg	Mycel-N mg	Filtrat-N mg	Gesamt-N mg	N-Gewinn mg
1,19 [1]	212,5	0,32	1,89	2,21	**1,02**
4,53 [1]	2039,0	0,64	9,44	10,08	**5,55**

Diese Resultate für *Alternaria* entsprechen ganz denjenigen von *Macrosporium* und *Hormodendrum.*

Für *Alternaria* liegen schon von Berthelot und Froehlich Angaben über Stickstoffbindung vor.

Berthelot (93, S. 847) fand in einer Kultur mit Saccharose und Ammoniumtartrat als Stickstoffverbindung bei einem Anfangsstickstoffgehalt von 16,4 mg einen Stickstoffgewinn von 8,85 mg, also nur etwa die Hälfte des zugegebenen.

Froehlich (08, S. 274) fand für *Alternaria* bei einer Kulturdauer von 212 Tagen folgende Werte:

1) 7. Juli bis 30. Aug. 1910. Kulturdauer 53 Tage.

Anfangs-N mg	Mycel-N mg	Filtrat-N mg	Gesamt-N mg	N-Gewinn mg
0,96	0,43	4,84	5,27	**4,31**

Auch diese Zahlen entsprechen ganz denjenigen von *Hormodendrum* und *Macrosporium*. Besonders deutlich tritt hier der Unterschied zwischen Mycel- und Filtrat-Stickstoffgehalt hervor.

4. *Bispora molinioides* Corda.

Bispora wuchs im Gegensatz zu *Macrosporium, Alternaria* und *Hormodendrum* fast durchweg submers auf dem Boden des Kulturkolbens. Die halbkugeligen, tiefschwarzen Rasen bestanden, besonders bei den Kulturen ohne Stickstoffzusatz, fast nur aus dichtgedrängten Conidienketten.

Nur ganz vereinzelt schwammen einige kleine Rasen, die sehr gut fruktifizierten, an der Oberfläche der Nährlösung.

Stickstoffgewinn der *Bispora*-Kulturen in Erlenmeyerkolben à 200 ccm Nährlösung mit und ohne Zusatz von Kalisalpeter. Winogradskysche Nährlösung mit 2 % Dextrose (ohne $MnSO_4$).

Anfangs-N mg	Trockengew. des Mycels mg	Mycel-N mg	Filtrat-N mg	Gesamt-N mg	N-Gewinn mg
0 [2])	15,0	0,45	0,16	0,61	**0,61**
0,82 [1])	72,5	0,90	0,23	1,13	**0,31**
4,50 [1])	136,0	2,94	3,00	5,94	**1,44**

Der Stickstoffgewinn ist bei *Bispora* bedeutend geringer als bei den drei vorher erwähnten Pilzen. Auch hier ist der absolute Stickstoffgewinn bei 4,50 mg Anfangsstickstoff bedeutend größer als bei 0,82 mg oder bei den „stickstofffreien" Kulturen.

Der Stickstoffgewinn ist bei *Bispora* nicht, wie bei den drei vorhergehenden Pilzen ca. 100 %, sondern nur etwa 35 % des Anfangsstickstoffs. Der relativ hohe Wert der Kultur ohne Stickstoffzusatz mag wohl, zum Teil wenigstens, darauf beruhen, daß diese zu anderer Zeit und etwas länger kultiviert worden ist.

1) 16. April bis 30. Mai 1910. Kulturdauer 44 Tage.

2) 7. Juli bis 30. Aug. 1910. Kulturdauer 53 Tage.

Bei *Bispora* ist im Gegensatz zu den drei vorhergehenden Pilzen der Stickstoffgehalt des Filtrates meist erheblich kleiner als der des Mycels resp. der Conidien, da der Pilz fast nur aus solchen besteht. Daraus erklärt sich auch der hohe Stickstoffgehalt des „Mycels“.

Bispora ist früher noch nie auf Stickstoffassimilation untersucht worden.

5. *Botrytis cinerea* Pers., *Melanomma* spec., *Epicoccum purpurascens* Ehrenberg.

Die schwimmenden großen Mycelien von *Botrytis* waren stark gallertig. Die Farbe war ein schmutziges Weiß. Auf der Oberfläche wurden ziemlich reichlich Conidien gebildet, die in älteren Kulturen einen grauen Farbenton zeigten. Ringsherum an den Glaswänden wurden reichlich Sclerotien angelegt, die allerdings nicht sehr groß wurden. Sie breiteten sich flach, fingerförmig, bis 1 cm über der Flüssigkeit, an den Glaswänden des Kolbens aus.

Die großen Mycelflocken von *Melanomma* waren braun gefärbt und stark gallertig. Sie schwebten ganz submers in der Nährlösung. Das Mycel blieb in der Kultur ganz steril.

Epicoccum bildete am Boden des Kolbens, ganz submers, große Mycelien, die gelbrot bis purpurrot waren. Sie blieben in der verwendeten Nährlösung vollkommen steril.

Stickstoffgewinn der Kulturen von *Botrytis*, *Melanomma* und *Epicoccum* in Erlenmeyerkolben à 200 ccm Nährlösung mit 0,002 % Kalisalpeter.

Winogradskysche Nährlösung mit 2 % Dextrose

Angesetzt am 7. Juli,
Analysiert am 30. Aug.,
Kulturdauer 53 Tage.

	Botrytis mg	*Melanomma* mg	*Epicoccum* mg
Anfangs-N	**0,57**	**0,57**	**0,57**
Mycel-Gew.	244,0	80,0	146,5
Mycel-N	0,63	0,59	0,41
Filtrat-N	0,40	0,44	0,57
Gesamt-N	1,03	1,03	0,98
N-Gewinn	**0,46**	**0,46**	**0,41**

Absolut sind diese Stickstoffgewinne sehr gering, vergleichen wir sie aber mit den Anfangsstickstoffgehalten, so sind sie diesen fast gleich. Auch *Macrosporium* zeigt bei so geringen Konzentrationen des Anfangsstickstoffs, wie wir oben sahen, ähnliche Werte, so daß wir wohl auch bei diesen Pilzen mit steigendem Zusatz von Stickstoffverbindungen auch ähnliche Werte erhalten hätten, wie wir sie für *Macrosporium* bei höheren Stickstoffkonzentrationen fanden.

Spätere Untersuchungen müssen zeigen, ob es ein Optimum und ein Maximum der Konzentration des Anfangsstickstoffs in bezug auf die Assimilation des elementaren Stickstoffs gebe.

Der Unterschied zwischen der Menge des Stickstoffs im Mycel und derjenigen im Filtrat tritt hier, wie übrigens auch bei *Macrosporium*, bei so niedriger Salpeterkonzentration noch nicht hervor.

Botrytis, *Melanomma* und *Epicoccum* sind bisher noch nie auf Stickstoffassimilation untersucht worden.

6. *Penicillium glaucum* Link, *Aspergillus niger* van Tieghem.

Penicillium bildete teils schwimmende Rasen, die gut und normal fruktifizierten, teils große submerse Flocken, die sich mit zunehmendem Alter rotbraun färbten. Das Mycel war, wie dasjenige von *Aspergillus*, nicht gallertig.

Die Mycelien von *Aspergillus* schwammen auf der Oberfläche der Nährlösung und fruktifizierten sehr gut. Nur wenige sterile Flocken wuchsen submers am Boden der Kolben.

Stickstoffgewinn der Kulturen von *Penicillium* und *Aspergillus* in Erlenmeyerkolben à 200 ccm Nährlösung mit 0,002 % Kalisalpeter.

Winogradskysche Nährlösung mit 2 % Dextrose.

Angesetzt am 7. Juli 10,
Analysiert am 30. Aug. 10,
Kulturdauer 53 Tage.

	Penicillium mg	*Aspergillus* mg
Anfangs-N	**0,57**	**0,57**
Mycel-Gew.	58,0	79,8
Mycel-N	0,50	0,50
Filtrat-N	0,57	0,48
Gesamt-N	1,07	0,98
N-Gewinn	**0,50**	**0,41**

Die Zahlen sind ganz ähnlich denjenigen der unter 4. erwähnten 3 Pilze. Was dort erwähnt wurde, gilt ebenso gut für *Penicillium* und *Aspergillus*.

Die beiden Pilze sind schon von einer größeren Anzahl von Forschern auf Stickstoffbindung untersucht worden. Da diese Formen zu den gemeinsten Schimmelpilzen gehören, so mögen einige Angaben solcher Autoren zusammengestellt werden.

Daten von früheren Autoren über Stickstoffbindung durch *Penicillium glaucum* Link.

	Puriewitsch (95, S. 342)	Ternetz (07, S. 353)	Froehlich (08, S. 299)
Kulturdauer in Tagen . . .	60	28	43
Menge der Nährlösung in ccm	50	100	100
Kohlehydrat	25 % Saccharose	5 % Dextrose	5 % Dextrose
Form der N-Verbindung . .	NH_4NO_3	Verunreinigung	Verunreinigung
Anfangs-N in mg	5,1	0,18	0,96
N-Gewinn in mg	3,45	2,63 [1]	1,26
N-Gewinn in % des Anfangs-N	67	1461	131

Die Werte „N-Gewinn in % des Anfangs-N" von Puriewitsch und Froehlich sind ähnlich wie die meinigen, nur bei der Kultur von Ternetz ist das Verhältnis zwischen Anfangsstickstoff und assimiliertem Stickstoff sehr groß. Ternetz hat aber die Kulturen durchlüftet, was die Stickstoffbindung wohl ganz erheblich begünstigt.

Daten von früheren Autoren über Stickstoffbindung durch *Aspergillus niger*.

a) Ältere Angaben:

	Berthelot (93, S. 847)	Puriewitsch (95, S. 342)	Saida (01, S. 107)	Remy (03, S. 182)
Kulturdauer in Tagen . .	30	60	75	—
Menge der Nährlös. in ccm	600	50	50	1000
Kohlehydrat in mg . .	1 % Weinsäure	5 % Saccharose	17 % Sacchar.	2 % Dextrose
Form der N-Verbindung	Ammontartrat	NH_4NO_3	NH_4Cl	—
Anfangs-N in mg . . .	26,65	2,1	7,39	—
N-Gewinn in mg . . .	7,35	2,20	1,78	10
N-Gew. in % d. Anfangs-N	27	105	25	—

1) Durch die Kultur wurde „von N-Verbindungen freie Luft" durchgesaugt.

b) Neuere Angaben:

	Ternetz (07, S. 353)	Froehlich (08, S. 299)	Latham (08, S. 235)
Kulturdauer in Tagen . . .	55	39	6
Menge der Nährlösung in ccm	100	100	50
Kohlehydrat	5 % Dextrose	5 % Dextrose	5 % Saccharose
Form der N-Verbindung . .	Verunreinigung	Verunreinigung	NH_4NO_3
Anfangs-N in mg	0,88	0,96	117,2
N-Gewinn in mg	3,33 [1])	(0,46) [2])	205,1
N-Gewinn in % des Anfangs-N	378,4	(48 [2])	174

Auch diese Werte (N-Gewinn in % des Anfangs-N) sind den von mir festgestellten ähnlich. Da Ternetz die *Aspergillus*-Kulturen, wie diejenigen von *Penicillium* durchlüftet hat, so ist auch hier der Stickstoffgewinn im Verhältnis zum Anfangsstickstoff sehr groß.

Besonders interessant sind die Angaben von Latham (08, S. 235). Bei einer Ammoniumnitratkonzentration von fast 1 % (117,2 mg Stickstoff pro 50 ccm) fand er in 50 ccm Nährlösung einen Stickstoffgewinn von 205,1 mg. Es liegt also das Optimum der Stickstoffkonzentration bei *Aspergillus* wohl ziemlich hoch. Latham glaubt dieses Optimum durch folgende Analysenresultate festgestellt zu haben:

Anfangs-N in mg	115,4	117,7	141,6	155,1	156,3	160,3
N-Gewinn in mg	71,5	205,1	1,6	45,0	38,0	— 33,3

Mir scheint aus diesen Zahlen vor allem das hervorzugehen, daß zu einer auch nur angenäherten Bestimmung des Optimums ganz bedeutend mehr Analysendaten nötig sind, da die Zahlen, wie aus der Tabelle leicht zu ersehen ist, sehr stark schwanken. Schon Naegeli (81, S. 287) hat darauf hingewiesen, daß ein und dieselbe Pilzspezies unter ganz gleichen äußeren Bedingungen oft ganz verschieden große Mycelien liefere. Daß dies auch für die Stickstoffassimilation zutrifft, das zeigen die Daten von Latham, auch solche von Froehlich (08) und dem Verfasser.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß nicht nur bei *Aspergillus*, sondern auch bei den übrigen von mir untersuchten Pilzen bedeutend höhere Stickstoffgewinne hätten festgestellt werden können, wenn höhere Anfangsstickstoffmengen verwendet worden wären.

1) Durch die Kultur wurde von N-Verb. freie Luft durchgesaugt.

2) Nur N-Gehalt des Mycels. Filtrat verunglückt, Werte also bedeutend zu niedrig.

Die Dextrosekonzentration wählte ich deshalb so niedrig, weil die Blätter und dürren Stengel keine oder nur sehr wenig lösliche Kohlehydrate enthalten. Beim herbstlichen Laubfall weisen nach A. Fischer (91, S. 90) die Blätter noch geringe Mengen Dextrose auf. Auch ich fand in einem Extrakt von dürren Eichenblättern, nach gründlicher Fällung der Gerbstoffe mit Bleiazetat, noch geringe Mengen eines reduzierenden wasserlöslichen Zuckers. Dem entspricht auch, daß z. B. *Macrosporium* auf einem solchen Extrakt ziemlich gut wächst und fruktifiziert. Übrigens verstehen es diese Pilze, wie einige Kulturen auf einer 1 %igen Tanninlösung zeigten, Gerbstoffe, wenn auch ungleich schwieriger als die Kohlehydrate, auszunützen.

Latham (08, S. 238) ist der einzige, der seine Kulturen nur 5 oder 6 Tage wachsen läßt. Alle andern Autoren analysierten ihre Kulturen erst nach 20 oder mehr Tagen nach der Beimpfung. Daß das Alter der Kulturen, sobald die Mycelien ausgewachsen sind, keinen Einfluß mehr auf die Stickstoffbindung hat, das zeigen z. B. einige Kulturen von Froehlich sehr deutlich. *Alternaria tenuis* assimilierte in 3 ganz gleichen Kulturen

in 42 Tagen	4,38 mg N
in 112 „	4,34 „ „
in 212 „	4,31 „ „

Die geringe Bedeutung einer sehr langen Kulturdauer zeigt sich in diesen Zahlen deutlich.

Wir kommen daher zu dem Schluß, daß der Pilz solange Stickstoff bindet, als er wächst und neue Teile bildet. Die ausgewachsenen Mycelpartien assimilieren nicht mehr. Deswegen ändert sich der Stickstoffgehalt in älteren Kulturen auch nicht mehr. Es scheint aber auch keine wesentliche Entbindung des Stickstoffs stattzufinden. Die Fähigkeit der Stickstoffbindung ist eine Funktion des jugendlichen Protoplasmas.

7. Einige Beispiele von Stickstoffbindung bei Bakterien und allgemeine Bemerkungen.

Zum Schluß mögen noch einige stickstoffbindende Bakterien zum Vergleich herangezogen werden.

Nach Mazé (97, S. 48, 49) assimiliert *Bacterium radicicola* auf einem Infus von weißen Bohnen folgende Stickstoffmengen:

Anfangs-N in mg	62,1	22,4	70,7
N-Gewinn in mg	102,9	45,8	118,2

Löhnis und Pillai (02, S. 799) fanden für *Azotobacter chroococcum* auf einem Bodenaufguß mit 1 % Mannit:

Anfangs-N in mg	2,24
N-Gewinn in mg	1,96

Für *Clostridium Pasteurianum* konstatierte Winogradsky (zitiert nach Löhnis 10, S. 680) auf Dextrose mit Ammonstickstoff:

Anfangs-N in mg	4,2	6,4
N-Gewinn in mg	5,0	5,5

Daß das Verhältnis des Stickstoffgewinns zum Anfangs-Stickstoff hier ein ganz ähnliches ist, wie bei den stickstoffbindenden Pilzen, ist sehr bemerkenswert. Es wird wohl die Stickstoffbindung bei Bakterien und Pilzen in der gleichen Weise vor sich gehen. Wie dieser Prozeß aber im einzelnen verläuft, ist noch nicht festgestellt worden.

Über mögliche Fehlerquellen sei kurz folgendes bemerkt. Die Nährlösung für alle Kolben einer Serie wurde in einem großen Gefäß hergestellt und nach sorgfältiger Mischung je 200 ccm davon mit einer Pipette in die Kolben gebracht[1]). Nach der Sterilisation wurden alle Kolben beimpft, auch die Kontrollkultur. Letztere wurde zur Abtötung des Impfmaterials noch einmal sterilisiert. Im Zinkkasten standen die Kolben alle nebeneinander und bei der Vorbereitung für die Analysen wurden alle in genau gleicher Weise behandelt. Da die Kontrollkultur einmal mehr sterilisiert werden mußte, so kann dies einen geringen Fehler verursachen, der aber sicher unter der Grenze des analytisch Nachweisbaren liegt, wie die folgende Überlegung zeigt.

Analytisch konnte in der Kontrollkultur ohne Zusatz von gebundenem Stickstoff letzterer nicht nachgewiesen werden, trotzdem ganz sicher noch Stickstoff vorhanden war. Die Dextrose zeigte, wie schon erwähnt, einen Stickstoffgehalt von 2 mg pro 100 g Substanz. Unsere Nährlösung enthielt deshalb noch mindestens 0,08 mg Stickstoff.

1) Die Kulturkolben und alle Gefäße, die mit der Nährlösung in Berührung kamen, wurden kurz vor Gebrauch mit einem heißen Gemisch von konz. H_2SO_4 und CrO_3 behandelt und dann mit Brunnen- und dest. Wasser gut gespült.

Da nach Ternetz (07, S. 400) die Fehlergrenze bei exaktem Arbeiten etwa bei 0,1 mg N liegt, so kann der beim Sterilisieren und bei den späteren Manipulationen aufgenommene Stickstoff nur ganz gering sein und weit unter der analytisch nachweisbaren Menge liegen.

In neuester Zeit hat Medisch (10, S. 627) für *Hypocrea rufa* Stickstoffgewinne festgestellt, die denjenigen, die ich für die obenerwähnten Pilze fand, ganz ähnlich sind. Dieser Autor glaubt, daß nur diejenige Stickstoffmenge, als von dem Pilz assimiliert, angesehen werden darf, die übrig bleibt, wenn man vom Mycel-Stickstoff den Stickstoffgehalt des blinden Versuchs abzieht. Die oft nicht unbedeutenden Stickstoffmengen im Filtrat scheint er als Verunreinigungen anzusehen. Er schreibt u. a.: „es fragt sich, ob sie (die Pilze) überhaupt den freien N assimilieren, oder ob nicht noch unbekannte Fehlerquellen (z. B. aus den Kautschukverbindungen der Gummischläuche, vielleicht aus einem N-Gehalt des Glases) die unbedeutende Zunahme erklären“. Die oben gemachten Überlegungen für die N-freie Kultur sprechen ohne weiteres gegen eine solche Vermutung. Übrigens müßten solche „Kautschukverbindungen“ usw. ebenso gut die blinden Kulturen verunreinigen und also den Fehler wieder aufheben.

IV. Schlußbetrachtung.

Ed. Henry (08, S. 203—223) verdanken wir wichtige Untersuchungen über die Stickstoffanreicherung im gefallenen Laub der Wälder. Einige seiner Daten mögen kurz wiedergegeben werden.

Nach Chevandier (zitiert nach Henry 08, S. 204) produziert ein Buchenwald pro Jahr und Hektar 3000 kg Holz und 3000 kg Blätter. 3000 kg Buchenholz enthalten ca. 10 kg, 3000 kg Buchenblätter ca. 35 kg Stickstoff. Ein Buchenwald braucht also pro Jahr und Hektar 45 kg Stickstoff. Hiervon erhält der Waldboden jährlich beim herbstlichen Laubfall 35 kg zurückerstattet, während 10 kg für den weiteren Kreislauf des Stickstoffs im Wald verloren sind.

Wurden Blätter der verschiedensten Laubbäume in großen Gefäßen unter sonst natürlichen Bedingungen 1 Jahr lang im Wald gelassen, so zeigten diese einen Stickstoffgewinn von 0,3% im Durchschnitt. Die 3000 kg Blätter würden also pro Jahr und Hektar 9 kg Stickstoff binden, die gerade etwa den jährlichen Verlust decken. Henry (08, S. 213) schreibt diesen Gewinn Mikroorganismen zu,

und da er von *„myriades de microbes“* spricht, wird er wohl an Bakterien denken.

L. Montemartini (05, S. 1062), Süchting (05, S. 62) und Hornberger (06, S. 775) haben die Resultate von Henry bestätigt. Süchting hat das tote Laub nach stickstoffbindenden Bakterien untersucht und daraus das *Clostridium Pasteurianum* isoliert und Burri (zitiert nach Löhnis 10, S. 677) hat in Laub- und Nadelstreu das *Azotobacter chroococcum* nachgewiesen. Nach diesen beiden Befunden scheint es, daß diesen beiden Bakterien der Stickstoffgewinn in totem Laub zugeschrieben werden müßte. Doch ist zu bemerken, daß nur nach Bakterien gesucht wurde.

Wir verdanken Henry noch eine weitere sehr bemerkenswerte Angabe.

Um die Mitte des letzten Jahrhunderts begann man mit sehr gutem Erfolg die Sanddünen der Gascogne mit Pinus zu bepflanzen. Die Dünen waren vor der Bepflanzung „absolument sans vegetation“ und zeigten keine nachweisbaren Mengen von Stickstoff. Nach 50 Jahren enthielt nach Malepeyre (zitiert nach Henry 08, S. 218) der Sandboden eines solchen Waldes pro Hektar 270 kg Stickstoff, ganz abgesehen von den wohl noch bedeutend größeren Mengen, die in den Bäumen festgelegt waren.

Henry (08, S. 219) hat diese Versuche in Nancy in einem sehr großen Sandbeet nachgeahmt. Er fand, nachdem er 10 Jahre lang *Pinus Laricio* in diesen Beeten kultiviert hatte, im Sand (ohne die oberste Schicht mit den Nadeln) auf ein Hektar umgerechnet 72 kg Stickstoff, also pro Jahr noch etwas höhere Zahlen, als die obenerwähnten.

Dieser Sand war von dem Mycel einer *Cladosporium*-Art vollkommen durchwuchert, „les grains de sable sont comme lissés par ces filements, si bien, que sable et mycelium forment un feutre continu qu’on peut soulever d’une pièce“. Der größte Teil der gebildeten organischen Substanz bestand aus solchen braunen *Cladosporium*-Hyphen. Auch sonst findet sich nach Henry (08, S. 122) *Cladosporium* überall im toten Laub der Wälder sehr häufig.

Ich selbst sah, besonders in Wäldern, folgende Formen oft in sehr großen Mengen, besonders gefällte und geschälte Stämme, tote Blätter und abgestorbene Kräuterstengel überwuchern: *Macrosporium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Hormodendrum*, *Botrytis* und *Bispora*. Für alle diese Formen ist, z. T. schon von mehreren Forschern Stickstoffbindung nachgewiesen worden. Auch in den

obigen sehr bemerkenswerten Sandkulturen von Henry scheint es im höchsten Grade wahrscheinlich, daß jenes *Cladosporium* die gewaltigen Mengen Stickstoff assimiliert hat.

Da diese Pilze, bis zu gewissen, wohl nicht allzu hohen Stickstoffkonzentrationen mit wachsendem Stickstoffgehalt des Substrates, wachsende Mengen von Stickstoff binden, so werden sie wohl auch am natürlichen Standort diese Fähigkeit ausüben.

Aber noch ein anderer Grund scheint mir dafür zu sprechen, daß Pilze zum mindesten einen erheblichen Teil zur Stickstoffanreicherung des Waldes beitragen. Nach Winogradsky (02, S. 53) assimiliert nämlich *Clostridium Pasteurianum* 1,22—1,33 mg Stickstoff pro 1 g verarbeiteter Dextrose, während Froehlich (08, S. 295) für *Macrosporium* 8,92 mg Stickstoff und für *Alternaria* 5,05 mg Stickstoff pro 1 g Dextrose fand. Ternetz (07, S. 385) erhielt sogar für ihre *Phoma*-Arten Werte von 18—22 mg Stickstoff pro 1 g verbrauchter Dextrose.

Gerade in dieser Beziehung sind die Pilze mit ihrer bedeutend ökonomischeren Ausnützung der Kohlehydrate z. B. vor *Clostridium Pasteurianum* ganz entschieden im Vorteil, denn dieses kann seine stickstoffbindenden Eigenschaften im Laub gewiß nur in sehr viel geringerem Maße entwickeln, als in künstlichen Kulturen, in denen ihm reichlich gut assimilierbare Kohlehydrate zur Verfügung stehen.

Die obenerwähnten großen Wälder der Gascogne, an deren Stelle vor einem halben Jahrhundert die ödesten Sanddünen lagen, sind in dieser Beziehung sehr lehrreich. Der junge Waldboden erhielt die ersten erheblichen Mengen organischer Stoffe zugeführt, als die ersten *Pinus*-Nadeln abfielen. Mit solchen geringen Mengen von Kohlehydraten konnten wohl nur Pilze die großen Stickstoffgewinne erzielen, die nötig waren, um das Heranwachsen des jungen Waldes zu ermöglichen.

Diese Vermutungen finden wir in den Sandbeetkulturen von Henry bestätigt, die so sehr von einer *Cladosporium*-Art durchwuchert waren, daß der Sand eine feste, filzige Masse bildete.

Wenn die Pilze im jungen Waldboden wohl vor allem für die Assimilation des Stickstoffs sorgen, so ist man kaum berechtigt, diese Eigenschaft in älterem, humusreicherem Waldboden hauptsächlich oder ganz den Bakterien zuzuschreiben.

Allerdings sind bei der Untersuchung von Laub von 2 Autoren stickstoffbindende Bakterien nachgewiesen worden. Quantitative Angaben über diese Bakterienvorkommnisse finden wir aber nicht.

Dagegen wissen wir, daß Pilze und zwar gerade stickstoffbindende den Waldboden in großer Menge und überall durchwuchern, und daß sie, wie oben ausgeführt, betreffs Stickstoffbindung, im modernden Laub vor den Bakterien entschieden im Vorteil sind.

Was die Brache anbetrifft, so habe ich auf den Stoppeln bei feuchtem Wetter oft beträchtliche Mengen von *Hormodendrum* und *Cladosporium*, auch *Alternaria*, *Macrosporium* und *Phoma*-Arten gefunden. Es ist auch bei der Brache nicht unwahrscheinlich, daß ein Teil des gewonnenen Stickstoffs den Pilzen zuzuschreiben ist. Doch ist zu bemerken, daß die Pilzflora der Brache quantitativ derjenigen des Waldes lange nicht gleichkommt, schon wegen der geringeren und weniger konstanten Luftfeuchtigkeit.

Wir kommen zu dem Schluß, daß wenigstens im Wald die von Henry und andern nachgewiesene Stickstoffbindung im modernden Laub hauptsächlich stickstoffassimilierenden Pilzen zuzuschreiben ist, die nachgewiesenermaßen das tote Laub und den Humus der Wälder in großen Mengen bewohnen.

Die Pilze, die bis jetzt auf Stickstoffassimilation untersucht worden sind, sind europäische Arten, *Penicillium* und *Aspergillus* sind Ubiquisten. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß sich in den Tropen Pilze finden lassen, die noch bedeutend energischer den ungebundenen Stickstoff assimilieren. Der Kreislauf der Stoffe ist in den Tropen ein viel intensiverer als bei uns, es wird durch Fäulnis mehr Stickstoff in Freiheit gesetzt und daher muß wohl auch bedeutend mehr assimiliert werden, da die Stickstoffbilanz, so viel wir bemerken können, sich ungefähr konstant hält. Dem würde entsprechen, daß in Griechenland und Ägypten (Kette, Leo Anderlind zitiert nach Löhnis 10, S. 695) die Felder trotz intensiver Bebauung keiner Düngung bedürfen, und Bergteil (06, zitiert nach Löhnis 10, S. 695) hat ähnliches für Indien nachgewiesen, indem er zeigte, daß trotz des geringen Bodenstickstoffs dauernd reiche Ernten erzielt werden konnten, ohne jede Stickstoffdüngung.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die 54 isolierten Pilze wachsen auf Agar ohne Zusatz von Stickstoffverbindung meist gut z. T. sehr gut, während sie auf sehr stickstoffarmem Substrat mit wenigen Ausnahmen nur kümmerlich gedeihen. Der N-Gehalt des Nährbodens mit Agar betrug 0,025 %, der mit Kieselsäure etwa 0,0001 %.

2. Nach dem Wachstum auf Kieselsäuregallerte lassen sich die untersuchten Pilze in folgende 3 Gruppen einteilen:
   a) Kaum wachsend, ganz steril, sehr viel Öl. 25 Pilze.
   b) Etwas besser wachsend, steril oder wenige Anfänge von Fruktifikation, viel Öl. 22 Pilze.
   c) Relativ gut wachsend, z. T. sehr gut fruktifizierend, wenig Öl. 5 Pilze.
3. Für 9 Pilze ist Bindung des elementaren Stickstoffs festgestellt worden:

   Macrosporium commune Rbh.; *Alternaria tenuis* Nees.; *Hormodendrum cladosporioides* Sacc.; *Botrytis cinerea* Pers.; *Bispora molinioides* Corda; *Epicoccum purpurascens* Ehrenberg; *Aspergillus niger* van Tieghem; *Penicillium glaucum* Link; *Melanomma* spec.

   Für folgende Pilze ist schon von andern Autoren Stickstoffassimilation nachgewiesen worden:

   Macrosporium; Alternaria; Hormodendrum; Aspergillus; Penicillium.

   Als neue stickstoffbindende Formen wurden konstatiert:

   Botrytis; Bispora; Epicoccum; Melanomma.
4. Bei Gegenwart geringer Anfangsstickstoffmengen in der Nährlösung nimmt die Bindung des elementaren Stickstoffs bei den vier daraufhin untersuchten Pilzen etwa proportional der Anfangsstickstoffmenge zu. Bei *Macrosporium, Alternaria* und *Hormodendrum* ist das Verhältnis von gebundenem Stickstoff zum Anfangsstickstoff etwa gleich 100 %, für *Bispora* etwa gleich 35 %. Die prozentualen Werte nehmen aber mit steigendem Stickstoffgehalt der Nährlösung eher noch etwas zu.
5. Den Pilzen ist im großen Kreislauf des Stickstoffs, sowohl wegen ihrer Häufigkeit, als auch wegen ihrer ökonomischeren Verwertung der Kohlehydrate eine bedeutende, im Wald sogar die Hauptrolle zuzuschreiben.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Basel auf Anregung und unter Aufsicht von Herrn Prof. Dr. Alfr. Fischer ausgeführt. Ich möchte auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer für das meinen Untersuchungen stets entgegengebrachte Interesse, für die vielen wertvollen Ratschläge und für die mir zur Verfügung gestellten Hilfsmittel meinen herzlichsten

Dank aussprechen. Auch Herrn Otto Wolf möchte ich für die Gewissenhaftigkeit und Sorgfalt, mit der er die Analysen ausgeführt hat, bestens danken.

Literatur-Verzeichnis.

Beijerink, M. W., Das Assimilationsprodukt der Kohlensäure in den Chromatophoren der Diatomaceen. Rec. trav. bot. neerland I, 1904.

Berthelot, M., Recherches nouvelles sur les microorganismes fixateurs de l'azote libre. Compt. rend., Paris 1893, Bd. 116.

Brefeld, O., I. Bot. Untersuchungen über Schimmelpilze, Bd. 6—10.

— II. Versuche über N-Aufnahme bei den Pflanzen. Jahresber. d. schlesischen Ges. f. vaterländ. Kultur, 1900, Bd. 78.

Czapek, Fr., I. Biochemie der Pflanzen, Bd. II, 1905.

— II. Untersuchungen über die Stickstoff-Gewinnung und Eiweißbildung der Schimmelpilze. Beiträge zu chem. Physiol. u. Pathologie 1902, Bd. 2.

Ebermayer, E., Physiol. Chemie der Pflanzen, 1882.

Fischer, A., Beiträge zur Physiol. der Holzgewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., 1891, Bd. XXII.

Fermi, C., N-freie Organismen und Enzyme? Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 2, 1896.

Frank, B., Stickstoffbindung in der Pflanzenwelt. Bot. Zeitg., 1893, Bd. 51.

Froehlich, H., Stickstoffbindung durch einige auf abgestorbenen Pflanzenteilen häufige Hyphomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.

Gerlach und Vogel, Weitere Versuche mit N-bindenden Bakterien. Centralbl. f. Bakt., II. Abt., Bd. 10, 1903.

Gmelin-Krauts Handbuch der anorgan. Chemie, 1908, Bd. III, Abt. 1.

Guéguen, Recherches morphologiques et biologiques sur quelques *Stysanus*. Bull. Soc. Mycol. France, Bd. 19, 1903.

Henry, Ed., Les sols forestiers, Nancy 1908.

Hornberger, Streu und Stickstoff. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen, 1906.

Keding, M., Weitere Untersuchungen über stickstoffbindende Bakterien. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, Abt. Kiel, Neue Folge, Bd. IX, 1906.

König, J., Chemie der menschl. Genuß- und Nahrungsmittel, 1903.

Koch, A., Die Bindung von freiem Stickstoff durch freilebende niedere Organismen. Lafars Handbuch der techn. Mycologie, Bd. III.

— N-Bindung durch Leguminosen. Verhandlungen der Gesellsch. deutscher Naturforscher und Ärzte, 1903, I.

Latham, M. E., Nitrogen assimilation of *Sterigmatocystis (Aspergillus) nigra* and the effect of chemical stimulation. Bull. of the Torrey Botanical club, Bd. 36, 1909.

Löhnis, Handbuch der landwirtschaftlichen Bakteriologie, 1910.

Mazé, Microbes des nodosités des Legumineuses. Ann. de l'institut Pasteur, Bd. 11, 1897.

Medisch, M., Beiträge zur Physiologie der *Hypocrea rufa*. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1910, Bd. XLVIII.

Montemartini, Le fissazione del'azoto atmospherico durante la decomposizione delle foglie cadute dagli alberi. Le stazioni sperimentali agrarie italiane Bd. 38, 1905.

Nägeli, C., Fettbildung bei niederen Pilzen. Bot. Mitteil., Bd. III, 1881.

Omelianski, Über die Isolierung der Nitrifikationsmikroben aus dem Erdboden. Ctrlbl. für Bact., II. Abt., Bd. 5, 1899.

Otto, R., Die chemische Zusammensetzung des einjährigen Holzes der Obstbäume usw. Bot. Centralbl., Bd. 86, 1901.

Puriewitsch, K., Über die Stickstoffassimilation bei den Schimmelpilzen. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., 1905, Bd. 13.

Remy, N-Bindung durch Leguminosen. Verhandl. d. Ges. deutscher Naturforscher und Ärzte, 1903, I. Teil.

Saida, K., Über die Assimilation des freien Stickstoffs durch Schimmelpilze. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, Bd. 19.

Stevens and Temple, A convenient mode of preparing silicate jelly. Centralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 21, 1908.

Süchting, H., Die Assimilation des freien Stickstoffs im toten Laub der Waldbäume. Hannov. Landw. Ztg., 1905, Bd. 58.

Ternetz, Ch., Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs durch Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV.

Winogradsky, Recherches sur les organismes de la nitrification. Centralbl. f. Bakt., I. Abt., 1891, Bd. 5.

Wollny, E., Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildung, 1897.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XLIX.

